Untersuchungen zur Statolithentheorie

I. Teil:

Über das geotropische Verhalten entstärkter Keimstengel und den Abbau der Stärke in Gramineen-Koleoptilen

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

genehmigt

von der philosophischen Fakultät der
Friedrich-Wilhelms-Universität
zu Berlin

von

CLARA ZOLLIKOFER
aus St. Gallen in der Schweiz

Tag der Promotion: 27. September 1918.

Berlin
Gebrüder Borntraeger
1918

Untersuchungen zur Statolithentheorie

I. Teil:

Über das geotropische Verhalten entstärkter Keimstengel und den Abbau der Stärke in Gramineen-Koleoptilen

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

genehmigt

von der philosophischen Fakultät der
Friedrich-Wilhelms-Universität
zu Berlin

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

von

CLARA ZOLLIKOFER
aus St. Gallen in der Schweiz

Tag der Promotion: 27. September 1918.

Berlin
Gebrüder Borntraeger
1918

Referenten:

Professor Dr. G. Haberlandt,
Professor Dr. A. Engler.

Mit Genehmigung der hohen Fakultät kommt hier nur der erste Teil der ganzen Arbeit zum Abdruck. Der zweite Teil „Über die Wirkung der Schwerkraft auf die Plasmaviskosität“ wird in den „Beiträgen zur Allgemeinen Botanik“, Band I erscheinen.

Die Arbeit erscheint zugleich im I. Band 4. Heft der Beiträge zur Allgemeinen Botanik.
Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin und Leipzig
1918

Inhaltsübersicht

Seite

1. Einleitung 1
2. Material und Methodik 3
3. Versuche 7
   A. Kompositen 7
      a) Verhalten bei geotropischer Reizung 7
      b) Verhalten bei Wiederbelichtung 13
      c) Wachstumsfähigkeit der entstärkten Pflanzen 16
      d) Verhalten bei phototropischer Reizung 18
      e) Tonischer Einfluß des Lichtes 23
      f) Einfluß der Temperatur 26
      g) Übersicht über die Versuchsergebnisse 27
      h) Wachstums- und Krümmungsmöglichkeit der entstärkten Keimsprosse . 28
      Anhang. Versuche mit Infloreszenzen 34
   B. Gramineen 35
4. Einfluß des Lichtes auf die Statolithenstärke 41
5. Diskussion der Ergebnisse 44

Zusammenfassung 48

Literaturverzeichnis 49

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41533920_0173

I. Einleitung.

Schon bald nach der Aufstellung der Statolithentheorie des Geotropismus durch Haberlandt [1]) und Němec [2]), als von Vertretern und Gegnern derselben nach experimentellen Beweisen, bezw. Widerlegungen der Theorie gesucht wurde, tauchte der Gedanke auf, durch geotropische Reizung von Organen, die ihrer Statolithenstärke beraubt waren, der Lösung der strittigen Frage näherzukommen.

Die Dekapitierung von Wurzelspitzen, wie sie zuerst von Němec [3]) vorgenommen wurde, konnte dem Einwand nicht entgehen, daß das Ausbleiben der geotropischen Reaktion auf den Wundschok zurückzuführen sei. Die Entstärkung unverletzter Wurzeln und Stengel aber stößt auf erhebliche Schwierigkeiten wegen der großen Resistenz der Statolithenstärke. Gegen die Methode des Eingipsens [4]) erhob sich wieder das Bedenken einer zu großen Schädigung der Wurzeln [5]). Auch die teilweise Ent-

1) Haberlandt, G., Über die Perzeption des geotropischen Reizes. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. XVIII, 1900.

2) Němec, B., Über die Art der Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. XVIII, 1900.

3) Němec, B., Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. XXXVI, 1901. — Die Perzeption des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. XX, 1902.

4) Němec, B., 1901, a. a. O.

5) Jost, L., Die Perzeption des Schwerereizes in der Pflanze. Biol. Ctrlbl. 22, 1902.

stärkung von Gramineenkeimlingen, die Fr. Darwin [1]) durch Anwendung höherer Temperaturen erreichte, war mit allgemeiner Herabsetzung ihrer Reizempfindlichkeit verbunden. Haberlandt [2]) beobachtete völlige Entstärkung verschiedener krautartiger Freiland-Pflanzen durch niedrige Temperaturen und damit parallel gehende geotropische Indifferenz, während höhere Temperatur (20 °) eine Regeneration der Stärke und erneute geotropische Reizbarkeit hervorrief. Gegen seine diesbezüglichen Versuche machte Bach [3]) geltend, daß ein der Induktion vorausgehender Aufenthalt in niedriger Temperatur die Präsentations- und Reaktionszeit verlängert. Dabei übersah er aber, daß die von ihm gemessenen Verzögerungen von im Maximum 30 Minuten bei den von Haberlandt angewandten Expositionszeiten nicht ins Gewicht fallen können, zumal auch entsprechende Kontrollversuche bei Haberlandt nicht fehlen. Unter Bezugnahme auf einen gelegentlichen „Hungerversuch" dieses Autors [4]) probierte Buder [5]) erfolglos, Wurzeln und Stengel durch Lichtmangel zu entstärken. Dann wurde das Problem durch Rutten-Pekelharing [6]) auf chemischem Wege aufgenommen durch Kultur von Wurzeln in Kalialaunlösungen. Die von ihr angegebenen Krümmungen stärkefreier Wurzeln konnte aber Němec [7]) nicht bestätigen. Block [8]) macht es wahrscheinlich, daß sie z. T. auf Resten von Statolithenstärke beruhten, die zur Zeit der geotropischen Reizung noch vorhanden sein mußten, z. T. aber traumatisch waren. Denn vollständige Entstärkung ist nur möglich in Lösungen, die die Pflanzen stark schädigen. Ebenso

---

1) Darwin, Fr., The Statolith-theory of Geotropism. Proc. Royal Soc. London, Vol. 71, 1903.

2) Haberlandt, G., Über die Statolithenfunktion der Stärkekörner. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. XX, 1902. — Zur Statolithentheorie des Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot. XXXVIII, 1903.

3) Bach, H., Über die Abhängigkeit der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit von verschiedenen Außenbedingungen. Jahrb. f. wiss Bot., XLIV, 1907.

4) Haberlandt, G., Über den Geotropismus von *Caulerpa prolifera*. Sitzungsber. Ak. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., 115I, 1906.

5) Buder, J. Untersuchungen zur Statolithenhypothese. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XXVI, 1908.

6) Rutten-Pekelharing, I. C. Untersuchungen über die Perzeption des Schwerkraftreizes. Rec. trav. bot. néerl., VII, 1910.

7) Němec, B,. Der Geotropismus entstärkter Wurzeln. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XXVIII, 1910.

8) Block, A., Über Stärkegehalt und Geotropismus der Wurzeln von *Lepidium sativum*. Beih. usw. z. bot. Ctrlbl. 28I, 1912.

weitgehende Schädigungen beobachtete Dewers [1]) bei Entstärkungsversuchen mittels Aluminiumchlorid und -sulfat.

Ein Entstärkungsverfahren, bei dem die Auflösung der Stärke erreicht wird, ehe die Schädigung des betreffenden Organs zu weit geht, d. h. ehe Wachstum und Reizperzeption sistiert werden, war also immer noch nicht gefunden. Ich glaube in den folgenden Ausführungen zeigen zu können, daß die von mir angewandte Methode zur Entstärkung von Keimstengeln, Verdunkelung nach vorhergehender Belichtung, diesen Anforderungen genügt. Damit war ein Weg zu erneuter Prüfung der Statolithentheorie gegeben: Traten bei solcherweise entstärktem Material geotropische Krümmungen auf an Pflanzen, die zu Beginn der Reizung zweifellos stärkefrei waren, so konnte die Theorie für widerlegt gelten. Dagegen war ein Argument zu ihren Gunsten gegeben, wenn sich nachweisen ließ, daß durchgehends die noch geotropisch reagierenden Exemplare zu diesem Zeitpunkt Reste von Statolithenstärke besaßen, daß aber die geotropische Krümmung ausblieb bei allen völlig stärkefreien Pflanzen. Natürlich mußte gezeigt werden können, daß diese letzteren noch wachstumsfähig und für andere Reize empfindlich waren.

Es ergab sich also für meine Untersuchungen folgende Fragestellung:

1. Wie verhalten sich vollständig stärkefreie Pflanzen oder Pflanzenteile gegen geotropische Reizung?
2. Ist das Ausbleiben der Reaktion auf eine allgemeine Schädigung des Organismus oder auf das Fehlen der Statolithenstärke zurückzuführen?

Endlich wurde als Ergänzung hierzu noch der Stärkegehalt älterer Gramineen-Koleoptilen mit Rücksicht auf ihre geotropische Empfindlichkeit untersucht.

2. Material und Methodik.

Ich ging bei meinen Versuchen von dem Buderschen [2]) Gedanken aus, durch Lichtentzug die Entstärkung von Stengelorganen herbeizuführen. Jener Versuch war vermutlich an der Wahl der

1) Dewers, F., Untersuchungen über die Verteilung der geotropischen Sensibilität an Wurzeln und Keimsprossen. Beih. z. bot. Ctrlbl., 31 I, 1914.

2) Buder, J., a. a. O., S. 178.

Objekte gescheitert und an dem Umstand, daß das Versuchsmaterial sich nicht im geeigneten Entwicklungsstadium befand.

Da die äußerst widerstandsfähige Statolithenstärke in den meisten Fällen erst nach Resorption aller Vorräte an unbeweglicher Stärke angegriffen wird, so mußte womöglich ein Material gewählt werden, dessen Stärkegehalt auf den Statolithenapparat beschränkt ist. Dieser Bedingung entsprechen am besten Keimpflanzen, und solche erwiesen sich auch widerstandsfähiger gegen eine länger andauernde Verdunkelung als ältere Pflanzen. Doch durfte nicht mit Dunkelkeimlingen gearbeitet werden, denn ganz im Dunkeln erzogene Pflanzen greifen erst nach tagelangem Wachstum ihre Statolithenstärke an. Kultivierte ich aber die Keimlinge eine bestimmte, nicht zu lange Zeit im Licht unter normalen Bedingungen, so gelang es durch nachträgliche Verdunkelung von einigen Tagen, sie vollständig zu entstärken, bevor sie — einen gewissen Prozentsatz ausgenommen — ihre Wachstumsfähigkeit eingebüßt hatten. Eine Belichtungsdauer von 2—4 Tagen erprobte ich als die günstigste. Natürlich mußten die zu verwendenden Pflanzen außer möglichst großer geotropischer Empfindlichkeit genügende Resistenz besitzen, diese Behandlung ohne irreparable Schädigung zu überdauern.

Die Beobachtung von Schwaighofer[1]) über die geringe Zahl von Statolithen im Hypokotyl mancher Compositen ließ in dieser Familie günstige Versuchsobjekte vermuten. Als solche erwiesen sich *Tagetes erecta aurantiaca*, *Dimorphotheca aurantiaca*, *Calendula officinalis grandiflora*, *Helianthus annuus* und *Helianthus multiflorus*[2]). Die beiden ersteren waren besonders geeignet, weil sie wenig zum Etiolement neigten und sich in relativ kurzer Zeit entstärken ließen. Bei *Helianthus* war durch bloße Verdunkelung keine rasche Entstärkung zu erzielen wegen des großen Stärkereichtums der Keimblätter. Ein Ausschneiden derselben bei Beginn der Verdunkelung war unerläßlich, hatte aber eine starke Schwächung der Pflanzen zur Folge. Auch etiolierten die Hypokotyle sehr leicht. Deshalb wurden die beiden *Helianthus*-Arten nur vereinzelt beigezogen. Auch unverletzte Keimlinge von *Calendula* lieferten wegen ihrer Neigung zu stärkerem Eti-

1) Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie, Leipzig 1909, 4. Aufl., S. 549.
2) Die Samen stammten von Haage & Schmidt, Erfurt.

olement ein sehr ungleiches Material. Hier erwies sich die teilweise Entfernung der Kotyledonen als vorteilhaft, weil dadurch ohne merkliche Schwächung der Pflanzen die Entstärkung beschleunigt und das Etiolement gehemmt wurde.

Für die Anzucht stand mir das Versuchsgewächshaus, für die Experimente der nach Norden gelegene Versuchsraum des pflanzenphysiologischen Instituts mit einer ziemlich gleichmäßigen Temperatur von durchschnittlich 18° C zur Verfügung. Die Anzucht geschah in Erde, in rechteckigen Tonkästen von 23 cm Länge und 9 cm Breite, nach 24stündigem Anquellen der Früchte. Diese Gefäße ermöglichten es, serienweise je 25—40 Pflanzen zugleich anzuziehen und durch Umlegen des Kastens auf die Längswand sie in die optimale geotropische Reizlage zu bringen. Die Entstärkung geschah durch mehrtägige Verdunkelung in großen Zinkblechkästen, nachdem die Pflänzchen erst einige Tage lang im Licht erstarkt waren. Ihren Stärkegehalt prüfte ich mit Jodjodkalium an Schnitten durch den obersten Teil des Hypokotyls, wo die Statolithenstärke während der Verdunkelung am längsten erhalten bleibt. Nach 1—2 Tagen war schon eine starke Abnahme der Körner an Zahl und Größe bemerkbar, die zusammengesetzten zerfielen in Teilkörnchen, die immer kleiner wurden und schließlich verschwanden. Es zeigte sich, daß im allgemeinen die geotropische Reaktion noch eintrat bei Gegenwart von Stärkeresten, die nach Beendigung des Versuchs bei 345facher Vergrößerung mit Jodjodkalium eben sichtbar wurden. Zu Beginn der Reizung mußten diese Körner natürlich merklich größer sein, da der Abbau während des Versuchs ja seinen Fortgang nahm.

Nach 3—4 Tagen waren Keimlinge von *Tagetes*, *Dimorphotheca* und *Calendula* (letztere nach teilweiser Entfernung der Keimblätter) völlig entstärkt, *Helianthus* nach 5—6 Tagen. Für die Kontrolle des Stärkegehaltes vor der Reizung konnte nur die statistische Methode zur Anwendung kommen. Wenn die Prüfung von $^1/_4$—$^1/_3$ der Gesamtzahl von Pflanzen vollständiges Fehlen von Stärke ergab, so konnte ich mit genügender Sicherheit auf gänzliche Entstärkung der überwiegenden Mehrzahl der Keimlinge schließen.

Die obere Grenze der Hypokotyle wurde nun mit Tusche markiert, um den Zuwachs während der Reizung messen zu können. Die Messungen führte ich direkt vor und nach der Reizung mit dem Horizontalmikroskop aus (1 Mikrometerteilstrich = 0,079 mm). Bei gekrümmten Keimlingen nahm ich sie, soweit es möglich und

erforderlich war, in der Weise vor, daß ich die Hypokotyle vorsichtig zwischen 2 Glasnadeln aufrichtete. Die Pflanzen wurden einige Zeit vor der ersten Messung gründlich durchgegossen, so daß ein Gießen während der Versuche nicht nötig war und daraus entstehende Messungsfehler vermieden wurden. Um auch geringfügigste Krümmungen noch mit Sicherheit feststellen zu können, wurden endlich noch feine Glasnadeln am oberen Ende der Hypokotyle mit einem Tröpfchen Gipsbrei befestigt und genau vertikal orientiert. So wurde nach dem Prinzip des Zeigers am Bogen ein stark vergrößerter Ausschlag erzielt. Diese Vorbereitungen konnten ohne Nachteil bei diffusem Tageslicht ausgeführt werden, da während der dazu erforderlichen Zeit keine Neubildung von Stärke einsetzte und auch keine phototropischen Nachkrümmungen auftraten. Hierauf wurde der Kasten umgelegt, so daß die Pflanzen in Horizontallage kamen, und so im Dunkelkasten 24 Stunden belassen. Ich wählte die Reizdauer so lange, weil bei der unvermeidlichen Schwächung der Pflanzen für die Reizperzeption wie für die Reaktion ein langsamerer Verlauf angenommen werden mußte als unter normalen Bedingungen. Eine 24stündige Exposition in der Horizontallage erwies sich als völlig ausreichend, ihre Ausdehnung auf 48 Stunden ergab keine Änderung des Resultates mehr. Nach Beendigung des Versuches wurde jeweilen der Stärkegehalt festgestellt.

Sollte an Kontrollpflanzen die Empfindlichkeit gegen Lichtreize geprüft werden, so wurden sie nach vollendeter Entstärkung im kohlensäurefreien Raum einseitigem Tageslicht ausgesetzt. Die in Töpfen herangezogenen Pflanzen kamen unter eine luftdicht schließende Glasglocke mit einer Schale konzentrierter Kalilauge. Das Ganze wurde in einem phototropischen Kasten mit einseitiger kreisförmiger Öffnung von 15 cm Durchmesser untergebracht. In der beschriebenen Weise wurde auch hier die Zuwachsgröße gemessen und die Krümmung mittels angegipster Glasnadeln beobachtet. Die Exposition wurde in einigen Fällen auf 2 Tage ausgedehnt, da die Reaktion bei manchen Pflanzen erst am 2. Tage auftrat oder dann doch noch wesentlich verstärkt wurde.

Die anschließend an diese Versuche ausgeführte Entstärkung von Infloreszenzen geschah im Dunkelkasten in Leitungswasser. Schnittfläche und Wasser wurden täglich erneuert. Die Messung und tropistische Reizung erfolgte in der gleichen Weise wie bei Kompositenkeimlingen, in planparallelen Glasküvetten mit feuchtem Sand.

Die Gramineenkeimlinge endlich, deren Statolithenapparat geprüft werden sollte, erzog ich in Sägespänen nach 24—48-stündigem Anquellen der Früchte. Ein Teil der Pflanzen wurde im Tageslicht kultiviert, ein anderer ganz dunkel und ein dritter bei intermittierender Belichtung in der von Batalin[1]) beschriebenen Weise. Die im Dunkelkasten gekeimten Pflanzen wurden täglich 2 Stunden lang diffusem Tageslicht ausgesetzt. Dadurch wurde die Durchbrechung der Koleoptile verzögert, ohne daß die sonstigen Etiolierungserscheinungen störend wurden. Die jüngeren Koleoptilen wurden direkt auf ihren Stärkegehalt hin untersucht; die älteren, vermutlich nicht mehr geotropisch empfindlichen, wurden im Dunkelkasten auf 6—18 Stunden in die geotropische Reizlage gebracht und hierauf mit Jodjodkalium geprüft. Nach kurzer Vorbehandlung in Eau de Javelle ließ sich in den längsgespaltenen Koleoptilen leicht die Verteilung der Stärke feststellen.

3. Versuche.

A. Kompositen.

Die Mehrzahl meiner Versuche führte ich mit Keimlingen von *Tagetes* aus, weil diese das gleichmäßigste und widerstandsfähigste Material abgeben. *Dimorphotheca*, *Calendula* und *Helianthus* wurden für die wichtigsten Versuche zum Vergleich herangezogen. Ich kann sie deshalb zusammenfassend besprechen.

a) Verhalten bei geotropischer Reizung.

Vorversuche ergaben, daß von einer Serie mutmaßlich entstärkter Pflanzen die große Mehrzahl nicht mehr auf den Schwerereiz reagierte, obwohl sie noch Wachstum zeigten, während vereinzelte Exemplare mit Resten von Statolithenstärke sich noch geotropisch krümmten. Es handelte sich nun zunächst darum, durch geotropische Reizung einer größeren Anzahl von Pflanzen und durch Kontrolle ihres Stärkegehaltes festzustellen, ob die Reaktion bei allen völlig stärkefreien unterblieb, alle gekrümmten Pflanzen dagegen noch Reste von beweglicher Stärke enthielten.

---

1) Batalin, A., Über die Wirkung des Lichtes auf die Entwicklung der Blätter. Bot. Zeitung, XXIX, 1871, S. 674 f.

Diese Vermutung wurde bestätigt durch eine Anzahl Versuche. Eine Auswahl von Protokollen mag diese — und jeweilen auch die folgenden — erläutern, während in den Übersichtstabellen zum Schluß die Ergebnisse aller ausgeführten Versuche zusammengestellt sind, soweit sie sich dem Schema einfügten. Weggelassen wurden außerdem einige Serien, in denen mehr als 50% der Pflanzen vor Beendigung des Versuchs eingegangen waren oder ihr Wachstum eingestellt hatten. In sämtlichen Tabellen beträgt der Wert eines Mikrometerteilstrichs 0,079 mm. Krümmungen

Tabelle 1.

Tagetes erecta Nr. 1. Geotropisch gereizt nach Entstärkung.

Nr.	Hypokotyllänge mm	Zuwachs in 24 Stunden Teilstriche	Krümmung	Stärkegehalt
1	17	8	—[1])	0
2	32	11	—	0
3	26		schwach	wenig
4	27		„	Spuren
5	28	2	—	0
6	34	5	—	0
7	25		schwach	Spuren
8	22	8	—	0
9	18	7	—	0
10	27	6	—	0
11	37	8	—	0
12	10	1	—	0
13	21		stark	ziemlich reichlich
14	37		mäßig	„ „
15	27	8	—	0
16	19	6	—	0
17	23	11	—	0
18	18	9	—	0
19	28	6	—	0
20	18	5	—	0
21	20		mäßig	0
22	19	6	—	0

8. Juni: Aussaat. 16. Juni: Verdunkelt. 21. Juni: Kontrollpflanzen stärkefrei. 21. bis 22. Juni: Geotropische Reizung. Durchschnittlicher Zuwachs während der Reizung 6,7 Teilstriche.

[1]) In dieser wie in allen folgenden Tabellen bedeutet in der Kolumne „Krümmung" der Horizontalstrich das Ausbleiben der geotropischen resp. phototropischen Krümmung.

bis zu 20° sind als schwach bezeichnet, solche von 20—50° als mäßig, über 50° als stark. In der Kolumne „Stärkegehalt" bedeutet:

„reichlich": in allen Scheidenzellen mehrere mittelgroße bis große Stärkekörner;

„ziemlich reichlich": in den meisten Zellen kleine bis mittelgroße Körner;

„wenig": in einzelnen Zellen kleine bis mittelgroße Körner;

„Spuren": in einzelnen Zellen eben sichtbare Stärkereste.

Die Berechnung des mittleren Zuwachses während der Reizung bezieht sich bei den geotropisch gereizten Serien auf die nicht gekrümmten Pflanzen, bei den phototropisch gereizten dagegen auf die gekrümmten. Wo aus technischen Gründen die Hypokotyllängen nicht in der Tabelle angegeben werden konnten, ist aus den gemessenen Daten der Durchschnitt berechnet und als „mittlere Hypokotyllänge" beigefügt.

Tabelle 2.

Dimorphotheca aurantiaca Nr. 1. Geotropisch gereizt nach Entstärkung.

Nr.	Hypokotyllänge mm	Zuwachs in 24 Stunden Teilstriche	Krümmung	Stärkegehalt
1	14	18	—	0
2	23	0	—	0
3	14	0	—	0
4	18	0	—	0
5	21	8	—	0
6	15	9	—	0
7	18	7	—	0
8	20	2	—	0
9	21	8	—	0
10	20	3	—	0
11	20	10	—	0
12	16	3	—	0
13	14	0	—	0
14	17	2	—	0
15	23	6	—	0
16	17	0	—	0
17	22	5	—	0
18	13	19	—	0

29. Mai: Aussaat. 6. Juni: Verdunkelt. 10. Juni: Kontrollpflanzen stärkefrei. 10. bis 11. Juni: Geotropische Reizung. Durchschnittlicher Zuwachs während der Reizung 5,5 Teilstriche.

Tatsächlich war also bei den entstärkten Pflanzen trotz durchschnittlich nicht unbeträchtlichen Längenwachstums jede Krümmung ausgeblieben. Die geotropisch gekrümmten Pflanzen besaßen in diesen und allen späteren Versuchen noch Reste von umlagerungsfähiger Stärke, schwach gekrümmte noch Spuren, kräftig gekrümmte bis mittelgroße Körner. In den wenigen Fällen, in denen sich keine Stärke mehr nachweisen ließ, zeigten in vielen Scheidenzellen die Chloroplasten, welche hier als Bildner der Statolithen fungieren, noch die Lagerung an den physikalisch unteren Längswänden, die die Statolithen der Theorie nach hätten einnehmen müssen. Das spricht dafür, daß ihre Umlagerung noch unter dem Einfluß der Schwerkraft, vor der vollständigen Auflösung der Stärke erfolgte, diese Auflösung also erst im Verlauf der geotropischen Reizung eintrat. Schon Němec [1]) fand ja, daß „Amyloplaste, welche keine oder nur ganz winzige, punktförmige Stärkekörner enthielten, ihre Lage gar nicht veränderten", während nach Haberlandts [2]) Beobachtungen die Statolithen „auch dann noch sehr prompt dem Zuge der Schwerkraft folgen, wenn sie infolge andauernden Hungerns der Pflanze schon sehr klein geworden sind". Wir dürfen also wohl annehmen, daß zu Beginn der Exposition noch Reste von Stärke vorhanden waren, welche die Geoperzeption ermöglichten. Daß die Zellkerne diese Funktion übernommen hätten, konnte ich nirgends beobachten. Sie lagen bald den physikalisch oberen oder unteren, bald den seitlichen Wänden an.

Es erschien von vornherein wenig wahrscheinlich, daß bei *Helianthus* und *Calendula* die Wirkung der geotropischen Reizung noch wesentlich beeinflußt wurde durch die mehrere Tage zuvor ausgeführte Resektion. Versuche an beiden Objekten ergaben denn auch, daß eine Einwirkung des Wundschoks auf die geotropische Reaktion nur während weniger Stunden zutage tritt. Schon $^1/_2$ Tag nach der Resektion reagierten operierte und intakte Keimlinge wieder in ganz gleicher Weise.

1) Němec, B., a. a. O., S. 127.

2) Haberlandt, G., Bemerkungen zur Statolithentheorie. Jahrb. f. wiss. Bot. XLII, 1906, S. 329.

Tabelle 3.

Tagetes erecta Nr. 3 und 5. Geotropisch gereizt: 1. nach Entstärkung, 2. nach Wiederbelichtung.

Wiederbelichtete Pflanzen						Kontrollpflanzen			
Nr.	1. nach Entstärkung			2. nach Wiederbelichtung von 2 Tagen		Nr.	nach Entstärkung		
	Zuwachs in 24 Std. Teilstriche	Krümmung	Stärkegehalt	Krümmung	Stärkegehalt		Zuwachs in 24 Std. Teilstriche	Krümmung	Stärkegehalt
1	3	mäßig	wenig			1	16	—	0
2	4	—		stark	reichlich	2	7	—	0
3	4	—		„	„	3	4	—	0
4	4	—		schwach	„	4	3	—	0
5	6	—		stark	„	5	4	—	0
6	3	—		„	„	6	6	—	0
7	5	—		„	„	7	3	—	0
8	3	—		„	„	8	5	—	0
9	3	—		„	„	9	5	—	0
10	4	—		„	„	10	1	—	0
11	2	—		„	„	11	2	—	0
12		schwach	Spuren			12	6	—	0
13	5	—		stark	reichlich	13	5	—	0
14	4	—		„	„	14	2	—	0
15	4	—		„	„	15	4	—	0
16	3	—		„	„	16	6	—	0
17	14	—		„	„	17	3	—	0
18	9	—		„	„	18	7	—	0
19	6	—		„	„	19	1	—	0
20	2	—		„	„	20	2	—	0
21	10	—		„	„	21	1	—	0
22	12	—		„	„	22	2	—	0
23	3	—		„	„	23	6	—	0
24	0	—		„	„	24	3	—	0
25	5	—		„	„	25	0	—	0
26	2	—		„	„	26	3	—	0
27	4	—		„	„	27	2	—	0
28	0	—		schwach	„	28		schwach	Spuren
29	2	—		stark	„	29	1	—	0
30	2	—		„	„	30	3	—	0

21. Juni: Aussaat. 27. Juni: Verdunkelt. 1. Juli: Kontrollen stärkefrei. 1. bis 2. Juli: 1. geotropische Reizung. 2. bis 4. Juli: Wiederbelichtung. 4. bis 5. Juli: 2. geotropische Reizung. 4. Juli: Kontrollen mit beweglicher Stärke. Mittlere Hypokotyllänge 17 mm. Durchschnittlicher Zuwachs während der Reizung 4,2 Teilstriche.

Tabelle 4.

Dimorphotheca aurantiaca Nr. 4 und 5. Geotropisch gereizt: 1. nach Entstärkung, 2. nach Wiederbelichtung.

Wiederbelichtete Pflanzen						Kontrollpflanzen				
Nr.	1. nach Entstärkung			2. nach Wiederbelichtung von 4 Tagen		Nr.	nach Entstärkung			
	Hypokotyllänge mm	Zuwachs in 24 Std. Teilstriche	Krümmung	Krümmung	Stärkegehalt		Hypokotyllänge mm	Zuwachs in 24 Std. Teilstriche	Krümmung	Stärkegehalt
1	15	17	—	stark	reichlich	1[1])	7	61	mäßig	wenig
2	10	4	—	„	„	2	8	14	—	0
3	19	2	—	„	„	3	13	6	—	0
4	10	8	—	„	„	4	15	19	—	0
5	22	3	—	„	„	5	20	11	—	0
6	26	5	—	„	„	6	12	0	—	0
7	13	3	—	schwach	„	7	20	5	—	0
8	18	2	—	stark	„	8	17	8	—	0
9	18	14	—	„	„	9	13	6	—	0
10	14	8	—	„	„	10	11	2	—	0
11	15	3	—	„	„	11	7	0	—	0
12	10	4	—	schwach	„	12	12	6	—	0
13	18	4	—	stark	„	13	19	8	—	0
14	26	12	—	„	„	14	17	18	—	0
15	12	6	—	„	„	15	15	0	—	0
16	18	9	—	„	„	16	16	8	—	0
17	9	16	—	„	„	17	14	3	—	0
18	20	8	—	„	„	18	10	22	—	0
19	19	1	—	„	„	19	21	8	—	0
20	21	4	—	„	„	20	13	6	—	0
21	23	4	—	„	„	21	16	4	—	0
22	15	2	—	„	„	22	10	2	—	0
23	9	5	—	schwach	„	23	13	4	—	0
24	20	7	—	stark	„	24	12	3	—	0
25	12	2	—	„	„	25	14	25	—	0
26	13	2	—	„	„	26	20	7	—	0
						27	15	3	—	0

21. Juni: Aussaat. 27. Juni: Verdunkelt. 30. Juni: Kontrollen stärkefrei. 30. Juni bis 1. Juli: 1. geotropische Reizung. 1. bis 5. Juli: Wiederbelichtung. 5. Juli: Kontrollen mit beweglicher Stärke. 5. bis 6. Juli: 2. geotropische Reizung. Durchschnittlicher Zuwachs während der 1. Reizung 7,8 Teilstriche.

1) Schwach etiolierte Pflanze.

b) Verhalten bei Wiederbelichtung.

Es war nun festzustellen, wie weit die auch bei diesem Verfahren nicht zu umgehende Schädigung der Pflanzen reicht. Ich untersuchte daher zunächst, wie die auf den Schwerereiz nicht mehr reagierenden Keimlinge sich verhalten, wenn sie wieder in normale Lebensbedingungen versetzt werden. Auch hier, wie bei den meisten Versuchsreihen, mußte die statistische Methode die vergleichende Beobachtung am selben Objekt ersetzen. Ich entstärkte und reizte zwei gleich alte Serien in der beschriebenen Weise. Die Pflanzen der einen wurden zur Kontrolle nach der Reizung auf ihren Stärkegehalt hin untersucht, die der anderen im Gewächshaus in normaler Weise weiterkultiviert (s. Tabelle 3—4).

Zunächst fand bei den wiederbelichteten Keimlingen ein weiterer Rückgang des Wachstums statt (vgl. Tabelle 7 und 8) und trat keine Neubildung von Stärke ein. Nach $1^1/_2$ Tagen aber reagierte bereits die Hälfte der *Tagetes*-Pflänzchen auf erneute geotropische Reizung durch schwache Aufkrümmung, und Kontrollpflanzen zeigten sehr zahlreiche, kleine, gut bewegliche Stärkekörnchen. Nach 2 Tagen war bei allen die Aufkrümmung eingetreten, fast durchweg sehr kräftig, und Statholithenstärke war in reichlicherem Maße regeneriert. Bei *Dimorphotheca* wurde dieser Punkt erst nach einer Belichtungsdauer von 3—4 Tagen erreicht. Daß die ersten, bei *Tagetes* nach Wiederbelichtung beobachteten Stärkekörnchen wirklich neugebildet waren, ging deutlich aus ihrer Verteilung hervor. Sie fanden sich nämlich gleichmäßig in allen Chloroplasten der Scheidenzellen, während beim Abbau übriggebliebene, letzte Stärkereste sich immer nur ganz vereinzelt beobachten lassen.

Die vorstehenden Versuche zeigen, daß die Schädigung der Pflanzen durch die vorhergehende Behandlung noch keine nachhaltige war, da die *Tagetes*-Keimlinge in so kurzer Zeit ihre normale Reaktionsfähigkeit wieder erlangten. Daß auch bei der empfindlicheren *Dimorphotheca* die Sensibilität des Protoplasmas nicht zu sehr geschwächt war, werden weitere Versuche dartun.

Größer war die Schwächung der *Helianthus*-Hypokotyle, die nach der Entstärkung zu ausreichender Assimilationstätigkeit im Lichte nicht mehr fähig waren und bei weiterer Kultur im Gewächshaus bald eingingen. Doch ließ sich die Neubildung von

Statolithenstärke durch Fütterung mit Traubenzucker erreichen; Hand in Hand damit ging das Wiederauftreten der geotropischen Reaktionsfähigkeit. Nach erfolgter geotropischer Reizung schnitt ich die noch wachstumsfähigen, ungekrümmten Hypokotyle ab und befestigte sie mittels durchbohrter Korke in Standgläschen mit 2,5prozentiger, steriler Traubenzuckerlösung. Täglich wurden Lösung und Schnittfläche erneuert. Diejenigen Stengel, die lebensfähig blieben — sie waren allerdings nicht sehr zahlreich —

Tabelle 5.

Helianthus annuus Nr. 5 und 6. Geotropisch gereizt: 1. nach Entstärkung, 2. nach Traubenzuckerfütterung im Dunkeln.

Pflanzen in Traubenzucker						Kontrollpflanzen			
Nr.	1. nach Entstärkung			2. nach Kultur in Traubenzucker 2—4 Tage		Nr.	nach Entstärkung		
	Zuwachs in 24 Std. Teilstriche	Krümmung	Stärkegehalt	Krümmung	Stärkegehalt		Zuwachs in 24 Std. Teilstriche	Krümmung	Stärkegehalt
1	7	—		—	Spuren	1		mäßig	ziemlich reichlich
2	12	—		mäßig	reichlich	2	6	—	0
3	18	schwach	0			3	2	—	0
4	9	—		schwach	reichlich	4	4	—	0
5	11	—		—	0	5	4	—	0
6	14	—		—	0	6	0	—	0
7	15	schwach	Spuren			7		schwach	wenig
8	11	„	„			8	5	—	0
9	12	—		—	0	9	18	—	0
10	18	—		mäßig	reichlich	10	19	schwach	wenig
11	16	—		—	0	11	2	—	0
12	9	—		schwach	reichlich	12	3	—	0
13	10	—		mäßig	„	13	10	—	0
14	9	—		„	„	14		schwach	wenig
15		schwach	Spuren			15		mäßig	„
16		„	„			16	0	—	0
17	12			—	Spuren	17	4	—	0

5. Juni: Aussaat. 20. Juni: Pflanzen verdunkelt und Keimblätter entfernt. 24. Juni: Kontrollen stärkefrei. 24. bis 25. Juni: 1. geotropische Reizung. 25. bis 27. Juni: Traubenzuckerfütterung im Dunkeln. 27. bis 29. Juni: 2. geotropische Reizung. Mittlere Hypokotyllänge 39 mm. Durchschnittlicher Zuwachs während der Reizung 9,3 Teilstriche.

zeigten nach wenigen Tagen Neubildung von umlagerungsfähiger Stärke, bei Dunkelkultur ebensowohl wie im Lichte. Auf erneute geotropische Reizung, teils im Dunkelkasten, teils im Lichte, zur Vermeidung phototropischer Induktion um die vertikale Klinostatenachse rotiert, reagierten sie durch schwache Aufkrümmung.

Tabelle 6.

Helianthus multiflorus Nr. 5 und 6. Geotropisch gereizt: 1. nach Entstärkung, 2. nach Traubenzuckerfütterung.

Pflanzen in Traubenzucker						Kontrollpflanzen			
	1. nach Entstärkung			2. nach Kultur in Traubenzucker 2—4 Tage			nach Entstärkung		
Nr.	Zuwachs in 24 Std. Teilstriche	Krümmung	Stärkegehalt	Krümmung	Stärkegehalt	Nr.	Zuwachs in 24 Std. Teilstriche	Krümmung	Stärkegehalt
1	3	—		—	0	1		stark	ziemlich reichlich
2	2	—		—	0	2	4	—	0
3	3	—		schwach	reichlich	3	5	—	0
4	0	—	0			4	0	—	0
5	5	—		—	0	5	0	—	0
6	2	—		schwach	reichlich	6	3	—	0
7		stark	ziemlich reichlich			7	3	—	0
8	8	—		schwach	reichlich	8	2	—	0
9	5	—		„	„	9	0	—	0
10	3	—		„	„	10	3	—	0
11	3	—		„	„	11	0	—	0
12	3	—		—	wenig	12	4	—	0
13	3	—		—	wenig	13		stark	wenig
14	6	—		schwach	reichlich	14	2	schwach	Spuren
15	0	—	0			15		„	„
16	2	—		schwach	reichlich	16	5	—	0
17	4	—		mäßig	„	17	0	—	0
18	4	—		—	0	18		schwach	Spuren
19	0	—	0			19		„	„
						20	3	—	0

6. Juni: Aussaat. 20. Juni: Pflanzen verdunkelt und Keimblätter entfernt. 26. Juni: Kontrollen stärkefrei. 26. bis 27. Juni: 1. geotropische Reizung. 27. bis 30. Juni: Traubenzuckerfütterung im Licht. 30. Juni bis 1. Juli: 2. geotropische Reizung. Mittlere Hypokotyllänge 38 mm. Durchschnittlicher Zuwachs während der 1. Reizung 2,7 Teilstriche.

Diese trat in einigen Fällen im Epikotyl auf, wo sich auch die Hauptmenge der regenerierten Stärke vorfand. Auch hier also ein deutlicher, teilweise nicht nur zeitlicher, sondern auch örtlicher Zusammenhang zwischen dem Vorhandensein von Statolithenstärke und dem Auftreten einer geotropischen Reaktion (Tabelle 5—6).

c) Wachstumsfähigkeit der entstärkten Pflanzen.

Außer dem Verhalten der Versuchspflanzen gegen erneute Belichtung konnte auch der Verlauf ihres Wachstums vom Tage der Verdunkelung ab einen Maßstab abgeben für die Größe der

Tabelle 7.

Tagetes erecta Nr. 21—22. Täglicher Zuwachs während der Entstärkung. Mikrometerteilstriche.

Nr.	Verdunkelt				Kontrollpflanzen, hell kultiviert			
	1. Tag	2. Tag	3. Tag	4. Tag geotrop. Reizung	Nr.	1. Tag	2. Tag	3. Tag
1	21	21	9	1	1	20	22	16
2	15	1	3	2	2	16	27	24
3	18	25	2	5	3	10	13	13
4	18	7	4,5	3	4	16	23	16
5	24	5	6	4	5	36	32	20
6	21	5	3	5*	6	18	14	20
7	22	9	8	26*	7	30	38	33
8	19	7	4	7*	8	16	19	23
9	13	4,5	3,5	3	9	25	26	19
10	40	12	2	12*	10	14	20	13
11	16,5	4,5	6	6	11	11	20	14
12	21,5	7,5	2	4*	12	17	33	20
13	24	12	7	7	13	19	23	17
14	16	6	3	3	14	23	17	17
15	15	3	2	4	15	23	11	29
16	20	4	3	0*	16	12	10	13
17	27	3	2	3	17	29	27	31
18	28	6	2	0	18	23	20	18
19	26	3	1	3	19	24	27	12
20	21	5	2	5	20	19	18	9
21	17	9	2	3	21	17	27	13
22	29	6	3	7	22	29	11	20
23	30	4	0	2	23	27	12	17
					24	12	12	18
					25	22	9	19
Durchschnittl. Zuwachs	21,8	7,4	3,5	5,0		20,3	20,4	18,6

24. August: Aussaat. 1. September: Verdunkelt. 4. September: Kontrollen stärkefrei. 4. bis 5. September: Geotropische Reizung. Die mit * bezeichneten Pflanzen waren schwach geotropisch gekrümmt.

Schädigung, der sie durch den mehrtägigen Lichtentzug ausgesetzt waren. Ich führte an *Tagetes* die Messung der täglichen Zuwachsgrößen aus und zwar einerseits vom Tage der Verdunkelung ab bis zum Schluß der ersten geotropischen Reizung, anderseits vom Punkt der völligen Entstärkung bis zur zweiten Reizung nach Regeneration der Statolithenstärke (Tabelle 7—8).

Die verdunkelten Pflanzen zeigten am ersten Tag annähernd gleiche Zuwachswerte wie Kontrollpflanzen, die im Laboratorium, um die vertikale Klinostatenachse rotierend, hell kultiviert wurden. Dann aber trat eine starke Abnahme des Wachstums ein, die am vierten Tage — dem Tag der geotropischen Reizung — bei manchen Exemplaren zu völliger Sistierung führte. Bei den meisten aber hielten sich die Werte nunmehr auf annähernd

Tabelle 8.

Tagetes erecta Nr. 9a. Täglicher Zuwachs bei Wiederbelichtung. Mikrometerteilstriche.

Nr.	Entstärkt	Wieder belichtet			
	1. geotrop. Reizung	1. Tag	2. Tag	3. Tag	4. Tag (2. Reizung)
1	3	0	5	4	13
2	5	10	4	2	12
3	1	0	4	2	9
4	5	0	4	4	7
5	4	0	2	2	6
6	7	2	1	4	10
7	3	3	2	8	6
8	3	4	3	3	6
9	2	6	2	2	9
10	2	6	3	3	10
11	1	2	2	3	6
12	2	0	0	1	6
13	3	0	5	6	32
14	3	0	3	0	19
15	8	5	7	11	14
16	7	0	6	1	6
Durchschnittl. Zuwachs	3,7	2,4	3,3	3,5	10,7

6. Juli: Aussaat. 12. Juni: Verdunkelt. 17. Juli: Kontrollen stärkefrei. 17. bis 18. Juli: 1. geotropische Reizung. 18. bis 21. Juli: Wiederbelichtung. 21. bis 22. Juli: 2. geotropische Reizung.

gleicher Höhe oder wiesen, hauptsächlich wo eine geotropische Krümmung auftrat, eine leichte Steigerung auf. Auch bei der zweiten geotropischen Reizung zeigte sich diese Wachstumssteigerung in einigen Fällen. Aber angesichts der starken individuellen Schwankungen in der Zuwachsgröße — nach Graf Luxburgs[1]) Beobachtungen „übertreffen die individuellen Verschiedenheiten die Versuchsausschläge wohl stets“ — möchte ich ihr keine weitere Bedeutung beimessen für die Frage, ob das Wachstum der Mittellinie während der tropistischen Krümmung unverändert bleibt. Für uns ist von Belang nur die Tatsache, daß das Wachstum in der Mehrzahl der Fälle noch Werte erreicht, die gegen eine extreme Schwächung der Pflanzen durch den Lichtentzug sprechen, und daß es auch nach der Reizung nur vorübergehend auf den Nullpunkt sinkt.

d) Verhalten bei phototropischer Reizung.

Die bisherigen Versuche lassen immer noch den Einwand zu, daß das Ausbleiben der geotropischen Reaktion nicht auf das Fehlen der Statolithen zurückzuführen sei, sondern auf eine zu große Schädigung des Protoplasmas und seiner Sensibilität. Deshalb war es nötig, einen anderen Reiz von mittlerer Intensität auf die entstärkten Keimlinge einwirken zu lassen, um die Empfindlichkeit des Plasmas zu prüfen. Am geeignetsten dafür erschien einseitiger Lichtreiz. Erwiesen sich die Pflanzen als reaktionsfähig gegen denselben, so dürfte wohl daraus geschlossen werden, daß das in der geotropischen Reizkette fehlende Glied 1. dem sensorischen Teil angehörte und 2. nicht im Zustand des Protoplasmas, sondern in einem anderen Teil des Empfangsapparates zu suchen war. Ich führte daher eine größere Zahl von Parallelversuchen aus, wobei ich jeweils von 2 Serien gleichaltriger und gleichzeitig entstärkter Pflanzen in der beschriebenen Weise die eine geotropisch, die andere gleichzeitig phototropisch reizte. Das Ergebnis war in sämtlichen Fällen eine deutliche phototropische Krümmung aller oder fast aller noch wachstumsfähigen Pflanzen, während die geotropische Krümmung bei der Kontrollserie ausblieb, soweit die Keimlinge völlig stärkefrei waren (Tabelle 9—11).

1) Luxburg, Graf H., Untersuchungen über den Wachstumsverlauf bei der geotropistischen Bewegung. Jahrb. f. wiss. Bot., XLI, 1905, S. 406.

Tabelle 9.

Tagetes erecta Nr. 14 und 15. Geotropische und phototropische Reizung nach Entstärkung.

Geotropische Reizung					Phototropische Reizung			
Nr.	Hypokotyllänge mm	Zuwachs in 24 Std. Teilstriche	Krümmung	Stärkegehalt	Nr.	Hypokotyllänge mm	Zuwachs in 24 Std. Teilstriche	Krümmung
1	17	3	—	0	1	15	0	—
2	16	0	—	0	2	14	0	—
3	23		mäßig	Spuren	3	15	0	—
4	26	2	—	0	4	19	3	mäßig
5	25	0	—	0	5	20	10	stark
6	20	3	—	0	6	16	2	mäßig
7	25		mäßig	Spuren	7	17		stark
8	18	0	—	0	8	15	0	mäßig
9	20	0	—	0	9	14	6	„
10	24	6	—	0	10	20	0	—
11	18	6	—	0	11	20	3	mäßig
12	17	2	—	0	12	18	3	„
13	20	5	—	0	13	18	8	„
14	22	8	—	0	14	21	2	„
15	17	1	—	0	15	20		stark
16	18	0	—	0	16	25	2	mäßig
17	22	1	—	0	17	20	2	„
18	18	3	—	0	18	19	3	„
19	15	0	—	0	19	21	4	—
20	20	3	—	0	20	15	3	mäßig
21	19	2	—	0	21	23	5	„
22	25	0	—	0	22	20	7	stark
23	22	0	—	0	23	17	0	—
24	14	16	—	0	24	18	0	—
25	26	3	—	0	25	19		stark
26	19	3	—	0	26	17	0	—
27	20	0	—	0	27	21	4	mäßig
28	22	3	—	0	28	20	7	„
29	20	8	—	0	29	17	3	„
30	14	0	—	0	30	18		stark
31	20	0	—	0	31	22		„
32	26	2	—	0	32	19		„

9. August: Aussaat. 15. August: Verdunkelt. 18. August: Kontrollen stärkefrei. 18. bis 19. August: Geotropische, bezw. phototropische Reizung. Durchschnittlicher Zuwachs: geotropische Reizung 2,7 Teilstriche, phototropische Reizung 4,0 Teilstriche.

Tabelle 10.

Dimorphotheca aurantiaca Nr. 8 und 9. Geotropische und phototropische Reizung nach Entstärkung.

Geotropische Reizung					Phototropische Reizung				
Nr.	Hypokotyllänge mm	Zuwachs in 24 Std. Teilstriche	Krümmung	Stärkegehalt	Nr.	Hypokotyllänge mm	Zuwachs in 48 Std. Teilstriche	Krümmung	Stärkegehalt
1	13	4	—	0	1	14	2	schwach	0
2	14	3	—	0	2	11	2	„	0
3	10	4	—	0	3	8	0	—	0
4	12	6	—	0	4	8	3	mäßig	0
5	15	6	—	0	5	14	2	„	0
6	12	2	—	0	6	13	3	„	0
7	11	4	—	0	7	11	3	„	0
8	13	2	—	0	8	6	4	„	0
9	8	0	—	0	9	11	7	„	0
10	10	6	—	0	10	11	3	„	0
11	10	0	—	0	11	7	4	„	0
12	10	5	—	0	12	11	5	schwach	0
13	11	8	—	0	13	14	1	„	0
14	9	3	—	0	14	22	2	„	0
15	13	0	—	0	15	21	2	—	0
16	10	0	—	0	16	14	3	mäßig	0
17	11	0	—	0	17	15	7	„	0
					18	12	2	„	0
					19	13	3	„	0
					20	9	2	schwach	0

23. August: Aussaat. 30. August: Verdunkelt. 2. September: Kontrollen stärkefrei. 2. bis 3. September: geotropisch gereizt; 2. bis 4. September: phototropisch gereizt. Durchschnittlicher Zuwachs während der geotropischen Reizung 3,2 Teilstriche, während der phototropischen Reizung (48 Std.) 3,0 Teilstriche.

Die wenigen Exemplare, die Wachstum ohne phototropische Krümmung, also deutliche Schädigung des sensiblen Plasmas, aufwiesen, bilden einen verschwindend kleinen Prozentsatz. Bei *Dimorphotheca* trat die phototropische Krümmung öfters in den Keimblattstielen anstatt im Hypokotyl auf, wodurch eine charakteristische diaheliotropische Einstellung der Blattflächen erzielt wurde. Die Blattstiele erwiesen sich dabei als völlig stärkefrei, wie denn überhaupt keine bestimmte Beziehung zwischen dem Grad der phototropischen Krümmung und den gelegentlich noch

Tabelle 11.

Calendula officinalis Nr. 7 und 8. Geotropische und phototropische Reizung nach Entstärkung.

Geotropische Reizung					Phototropische Reizung				
Nr.	Hypokotyllänge mm	Zuwachs in 24 Std. Teilstriche	Krümmung	Stärkegehalt	Nr.	Hypokotyllänge mm	Zuwachs in 24 Std. Teilstriche	Krümmung	Stärkegehalt
1	17	5	—	0	1	14	4	mäßig	0
2	21	5	—	0	2	13	0	—	0
3	16	4,5	—	0	3	22	13	mäßig	0
4	15	4	—	0	4	21	4	„	0
5	15	4	—	0	5	31	8	„	Spuren
6	16	5	—	0	6	21	3	„	0
7	14	7	—	0	7	13	0	—	0
8	16	10	—	0	8	23	6	mäßig	wenig
9	10	4	—	0	9	24	4	„	„
10	17	5	—	0	10	13	0	—	0
11	18	6,5	—	0	11	27	10	mäßig	Spuren
12	20	2	—	0	12	16	9	„	0
13	21	3	—	0	13	23	7	„	0
14	17	3	—	0	14	19	1	„	0
15	15	4	—	0	15	14	12	—	0
16	19	3	—	0	16	13	0	—	0
17	16	4	—	0					

6. September: Aussaat. 11. September: Teilweise Entfernung der Keimblätter und Verdunkelung. 14. September: Kontrollen stärkefrei. 14. bis 15. September: Geotropische bezw. phototropische Reizung. Durchschnittlicher Zuwachs während der geotropischen Reizung 4,6 Teilstriche, während der phototropischen Reizung 6,3 Teilstriche.

vorhandenen Stärkeresten vorhanden war. Die Zuwachsgrößen für 24 Stunden hielten sich bei allen Objekten annähernd auf gleicher Höhe wie bei geotropischer Reizung. Die verschiedenen Krümmungswinkel erschienen in vielen Fällen ganz unabhängig von der Verlängerung der Mittellinie, nur durch verschieden steiles Wachstumsgefälle zwischen den beiden Flanken bedingt. Verschiedentlich ließ sich bei merklicher Krümmung keine Verlängerung der Mittellinie feststellen.

Die auffallend gute phototropische Reaktionsfähigkeit der entstärkten Pflanzen ist um so bemerkenswerter, als ja die Schädigung im kohlensäurefreien Raum größer ist, als die durch

Verdunkelung bewirkte[1]), was sich bei der vorhandenen Schwächung der Versuchsobjekte wohl schon bei einer Einwirkung von 24—48 Stunden bemerkbar machen dürfte. Das oft etwas verspätete Einsetzen der phototropischen Krümmung erklärt sich aus der Tatsache, daß bei gleichzeitiger Induktion die geotropische Krümmung bedeutend früher einsetzt als die phototropische und ihr Maximum erreicht, bevor die letztere überhaupt deutlich sichtbar wird, eine Beobachtung auf die Bremekamp[2]) seine Methode der Summation geotropischer und phototropischer Reize gründet. Die auf Correns'[3]) Untersuchungen zurückgehende Annahme, daß die phototropische Sensibilität bei Sauerstoffmangel leichter ausgeschaltet wird als die geotropische, ist neuerdings durch van Ameijden[4]) widerlegt worden, der keinen Unterschied hinsichtlich des Sauerstoffbedürfnisses der Keimpflanzen für die geotropische und phototropische Reizbewegung fand. — Wenn also der Schwerereiz von den entstärkten aber phototropisch noch empfindlichen Keimpflanzen nicht mehr perzipiert wird, so spricht dies stark für eine Beteiligung des Statolithenapparates an der Geoperzeption, und es darf wohl das Fehlen der umlagerungsfähigen Stärke für das Ausbleiben der geotropischen Reaktion verantwortlich gemacht werden.

Im gleichen Sinne dürfte auch die Tatsache zu deuten sein, daß entstärkte Keimlinge nach erfolgloser geotropischer Reizung durch nachträgliche einseitige Belichtung im kohlensäurefreien Raum noch zu deutlicher phototropischer Krümmung veranlaßt werden konnten (Tabelle 12). Bei verschiedenen derartigen Versuchen reagierten auf den Lichtreiz noch annähernd alle Pflanzen, welche weiteren Zuwachs aufwiesen. Natürlich läßt sich auf diesem Wege keine besonders große Ausbeute an positiven Ergebnissen erwarten, da jede Verlängerung des Hungerzustandes sich in weiterer Herabsetzung der Wachstumsfähigkeit äußern muß.

1) Vgl. Vöchting, H., Über die Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilationstätigkeit. Bot. Ztg. 49, 1891. — Jost, L., Über die Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilationstätigkeit. Jahrb. f. wiss. Bot. XXVII, 1895.

2) Bremekamp, C. E. B., On the mutual influence of phototropic und geotropic reactions in plants. Proc. K. Akad. v. Wetensch., Amsterdam, XVII, 1915.

3) Correns, C., Über die Abhängigkeit der Reizerscheinungen höherer Pflanzen von der Gegenwart freien Sauerstoffes. Flora 75, 1892.

4) van Ameijden, U. P., Geotropie en phototropie bij afwezigheid van vrije zuurstof. Inaug.-Dissert. Utrecht, 1917.

Tabelle 12.

Tagetes erecta Nr. 13. Nach Entstärkung erst geotropisch, dann phototropisch gereizt.

Nr.	Hypokotyl-länge mm	Geotropische Reizung		Phototropische Reizung	
		Zuwachs in 24 Stunden 15.—16. VIII.	Geotropische Krümmung	Zuwachs in 48 Stunden 16.—18. VIII.	Phototropische Krümmung
1	21	1	—	3	—
2	20	2	—	2	schwach
3	16	2	—	0	—
4	19	4	—	2	mäßig
5	19	6	—	2	—
6	16	1	—	0	—
7	12	3	—	4	stark
8	18	5	—	5	„
9	21	2	—	0	schwach
10	14	5	—	6	stark
11	15	2	—	0	mäßig
12	19	2	—	0	—
13	22	2	—	1	—
14	14	0	—	0	—
15	17	2	—	0	—
16	19	2	—	3	stark
17	18	2	—	3	mäßig
18	18	2	—	5	„
19	14	3	mäßig		
20	17	2	—	0	—
21	20	2	—	0	—
22	17	4	—	4	stark
23	20	2	—	0	—
24	25	5	—	0	—
25	18	2	—	0	—
26	21	0	—	0	—
27	19	5	—	0	—
28	16	2	—	1	—

4. August: Aussaat. 12. August: Verdunkelt. 15. August: Kontrollen stärkefrei. 15. bis 16. August: Geotropische Reizung. 16. bis 18. August: Phototropische Reizung. Durchschnittlicher Zuwachs: 15. bis 16. August 2,6 Teilstriche, 16. bis 18. August 1,3 Teilstriche.

e) Tonischer Einfluß des Lichtes.

Es bleibt noch die Möglichkeit zu berücksichtigen, daß die zum Versuch verwendeten Keimlinge für die geotropische Reaktion

auf einen bestimmten Phototonus angewiesen wären. „Dieselbe Schwerkraftwirkung veranlaßt eine verschieden starke Krümmungsbewegung, je nachdem die Pflanze stärker oder schwächer beleuchtet, also in eine verschiedene Lichtstimmung versetzt ist“ [1]). Es wäre also denkbar, daß das Licht als tonischer Faktor mitwirken und die geschwächte Sensibilität des Plasmas reaktivieren könnte, so daß sich daraus das ungleiche Verhalten der entstärkten

Tabelle 13.

Tagetes erecta Nr. 24 und 25. Vergleichende geotropische Reizung in diffusem Licht und im Dunkeln.

Geotropische Reizung in diffusem Licht					Geotropische Reizung im Dunkeln				
Nr.	Hypokotyllänge mm	Zuwachs in 48 Std. Teilstriche	Krümmung	Stärkegehalt	Nr.	Hypokotyllänge mm	Zuwachs in 48 Std. Teilstriche	Krümmung	Stärkegehalt
1	13		mäßig	Spuren	1	19	16	—	0
2	19	3	—	0	2	19	14	—	0
3	9	2,5	—	0	3	17		mäßig	wenig
4	10	4	—	0	4	12	1	—	0
5	14	2,5	—	0	5	12	1,5	—	0
6	11	2	—	0	6	21	3	—	0
7	8	2	—	0	7	17	17,5	—	0
8	17	1	—	0	8	18	15,5	—	0
9	14	0	—	0	9	8	0	—	0
10	15	2	—	0	10	15	2,5	—	0
11	10	3	—	0	11	13	1	—	0
12	12	3,5	—	0	12	14	1,5	—	0
13	13	4	—	0	13	15	5	—	0
14	16	0	—	0	14	15	0	—	0
15	20	0	—	0	15	11	1,5	—	0
16	9	3	—	0	16	15	4	—	0
17	8	3	—	0	17	11	9	—	0
18	8	2,5	—	0	18	11	0	—	0
19	9	6,5	—	0	19	9	0	—	0
20	10	6	—	0					
21	11	7	—	0					
22	7	2	—	0					
23	13	3,5	—	0					
24	20	0	—	0					
25	15	0	—	0					

2. November: Aussaat. 15. November: Verdunkelt. 18. November: Kontrollen stärkefrei. 18. bis 20. November: Geotropische Reizung in diffusem Licht im kohlensäurefreien Raum bezw. im Dunkeln. Durchschnittlicher Zuwachs: im Licht 2,6 Teilstriche, im Dunkeln 5,2 Teilstriche.

1) Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., 1904, Bd. II, S. 512.

Pflanzen gegenüber Licht- und Schwerereiz erklären würde. Auch diese Frage ließ sich experimentell prüfen. Ich nahm die geotropische Reizung anstatt im Dunkelkasten im diffusen Lichte vor, und zwar in einem großen, einseitig mit Glaswand versehenen Zinkblechkasten mit kohlensäurefreier Atmosphäre, in dem sich ein Klinostat aufstellen ließ. Auf diesem wurden die Versuchspflanzen in horizontaler Lage um die vertikale Achse rotiert. Die geotropische Reaktion trat bei solcher Versuchsanordnung ebenso wenig ein wie beim Dunkelversuch. Auch eine Beeinflussung der geradlinigen Wachstumsgeschwindigkeit war nicht festzustellen (Tabelle 13—15).

Tabelle 14.

Calendula officinalis Nr. 8—9. Vergleichende geotropische Reizung in diffusem Licht und im Dunkeln.

Geotropische Reizung in diffusem Licht					Geotropische Reizung im Dunkeln				
Nr.	Hypokotyllänge mm	Zuwachs in 24 Std. Teilstriche	Krümmung	Stärkegehalt	Nr.	Hypokotyllänge mm	Zuwachs in 24 Std. Teilstriche	Krümmung	Stärkegehalt
1	38	5	—	0	1	17	5	—	0
2	26	2,5	—	0	2	21	5	—	0
3	30	4	—	0	3	16	4,5	—	0
4	27	2	—	0	4	15	4	—	0
5	20	2,5	—	0	5	15	4	—	0
6	26	2	—	0	6	16	5	—	0
7	22	4	—	0	7	14	7	—	0
8	18	0	—	0	8	16	10	—	0
9	24	0	—	0	9	10	4	—	0
10	25	0	—	0	10	17	5	—	0
11	35	4	—	0	11	18	6,5	—	0
12	28	2	—	0	12	20	2	—	0
13	21	5	schwach	0	13	21	3	—	0
14	18	3	—	0	14	17	3	—	0
15	28	2	—	0	15	15	4	—	0
16	33	7	—	0	16	19	3	—	0
					17	16	4	—	0

2. November: Aussaat. 11. November: Keimblätter teilweise entfernt, Pflanzen verdunkelt. 15. November: Kontrollpflanzen stärkefrei. 15. bis 16. November: Geotropische Reizung in diffusem Licht im kohlensäurefreien Raum bezw. im Dunkeln. Durchschnittlicher Zuwachs: bei Reizung im Licht 2,8 Teilstriche, im Dunkeln 4,6 Teilstriche.

Tabelle 15.

Dimorphotheca aurantiaca Nr. 12 u. 14. Vergleichende geotropische Reizung in diffusem Licht und im Dunkeln.

Geotropische Reizung in diffusem Licht					Geotropische Reizung im Dunkeln				
Nr.	Hypokotyllänge mm	Zuwachs in 24 Std. Teilstriche	Krümmung	Stärkegehalt	Nr.	Hypokotyllänge mm	Zuwachs in 24 Std. Teilstriche	Krümmung	Stärkegehalt
1	12		mäßig	Spuren	1	18	0	—	0
2	20	2,5	—	0	2	30	3	—	0
3	25	11	—	0	3	17	6	—	0
4	24	16	—	0	4	29	4	—	0
5	26	5	—	0	5	22	0	—	0
6	29	0	—	0	6	26	4	—	0
7	20	8,5	—	0	7	23	18	—	0
8	21	3,5	—	0	8	31	24	—	0
9	13	7	—	0	9	34	2	—	0
10	29	0	—	0	10	21	0	—	0
11	32	15	—	0	11	20	2	—	0
12	29	6	—	0	12	25	0	—	0
13	33	3	—	0	13	25	1	—	0
14	26	5	—	0	14	27	2	—	0
15	31	2,5	—	0					
16	27	5	—	0					

21. November: Aussaat. 27. November: Verdunkelt 1. Dezember: Kontrollen stärkefrei. 1. bis 2. Dezember: Geotropische Reizung in diffusem Licht im kohlensäurefreien Raum bzw. im Dunkeln. Durchschnittlicher Zuwachs: bei Reizung im Licht 6,0 Teilstriche, im Dunkeln 4,7 Teilstriche.

f) Einfluß der Temperatur.

Endlich konnte die relativ niedrige Temperatur des Versuchsraums, die während des kühlen Sommers 1916 selten 20 °C überstieg, an dem Ausbleiben der geotropischen Reaktion mitbeteiligt sein, was allerdings in Anbetracht der phototropischen Reaktionsfähigkeit der Pflanzen wenig wahrscheinlich erschien. Ich nahm deshalb vergleichsweise die geotropische Reizung im Thermostaten bei 25 °C vor. Wie Tabelle 16 zeigt, bewirkte die erhöhte Temperatur kaum eine Steigerung des Wachstums gegenüber den im Laboratorium gereizten Pflanzen; die geotropische Reaktion blieb auch in diesem Falle vollständig aus.

Tabelle 16.

Dimorphotheca aurantiaca Nr. 13—14. Geotropische Reizung bei verschiedenen Temperaturen.

Geotropische Reizung bei 25° C					Geotropische Reizung bei 18° C				
Nr.	Hypokotyllänge mm	Zuwachs in 24 Std. Teilstriche	Krümmung	Stärkegehalt	Nr.	Hypokotyllänge mm	Zuwachs in 24 Std. Teilstriche	Krümmung	Stärkegehalt
1	32	2,5	—	0	1	18	0	—	0
2	19	3	—	0	2	30	3	—	0
3	23	6	—	0	3	17	6	—	0
4	31	4	—	0	4	29	4	—	0
5	32	6	—	0	5	22	0	—	0
6	33	9	—	0	6	26	4	—	0
7	20	0	—	0	7	23	18	—	0
8	23	0	—	0	8	31	24	—	0
9	31	16	—	0	9	34	2	—	0
10	35	7	—	0	10	21	0	—	0
11	30	20	—	0	11	20	2	—	0
12	35	5	—	0	12	25	0	—	0
13	40	5	—	0	13	25	1	—	0
14	23	2	—	0	14	27	2	—	0
15	21	0	—	0					
16	27	0	—	0					

21. November: Aussaat. 27. November: Verdunkelt. 1. Dezember: Kontrollen stärkefrei. 1. bis 2. Dezember: Geotropische Reizung bei 25° bzw. 18° C. Durchschnittlicher Zuwachs: während der Reizung bei 25° 5,3 Teilstriche, bei 18° 4,7 Teilstriche.

g) Übersicht über die Versuchsergebnisse.

Stellen wir nunmehr die Resultate der wichtigsten Versuchsreihen in tabellarischer Form zusammen, so ergibt sich aus den Übersichtstabellen Nr. 17—21, daß die Fälle von geradlinigem Wachstum ohne Krümmung während 24stündiger geotropischer Reizung die Mehrzahl bilden (57—83%). 11—28% aller Pflanzen hatten ihr Wachstum eingestellt; dabei sind noch, als zu nahe der Fehlergrenze liegend, alle diejenigen mit einbezogen, die nur einen Zuwachs von einem Teilstrich aufwiesen. Die geotropisch gekrümmten Exemplare ohne nachweisbaren Stärkegehalt machen bis 1,3% der Gesamtzahl aus, ein Bruchteil, der gegenüber den anderen Zahlen wenig ins Gewicht fällt, zumal diese Fälle einer befriedigenden Erklärung zugänglich sind (vgl. S. 408), ohne daß wir

eine Geoperzeption ohne Druckvermittler anzunehmen brauchen. Wie aus den Einzeltabellen ersichtlich ist, erwiesen sich alle geotropisch nicht gekrümmten Pflanzen, sofern nicht die Fortführung des Versuchs die Kontrolle ihres Stärkegehaltes nach der Reizung unmöglich machte, als stärkefrei. Es mag deshalb der generelle Hinweis auf diesen Punkt genügen, um die Tabellen nicht unnötig zu komplizieren. Ebenso fand bei *Tagetes* und *Dimorphotheca* die Regeneration der Statolithenstärke und die Aufkrümmung nach erneuter phototropischer Reizung bei sämtlichen wiederbelichteten Pflanzen statt.

Bei den phototropischen Kontrollreizungen ist der Prozentsatz der reaktionsfähigen Pflanzen annähernd so groß wie derjenige der noch wachstumsfähigen bei den geotropischen Versuchen. Auch die Zahl der Pflanzen mit sistiertem Wachstum hält sich auf ziemlich übereinstimmender Höhe. Die entsprechenden Versuche lassen sich also durchaus in Parallele setzen. Relativ groß ist nur bei *Dimorphotheca* der Prozentsatz, der Wachstum ohne phototropische Krümmung, also offenbar Verlust seiner Reizempfindlichkeit zeigt. Wenn wir denselben Prozentsatz von nicht mehr reizempfindlichen Pflanzen bei der geotropischen Reizung voraussetzen und ihn dort in Abzug bringen, so bleibt trotzdem ein Anteil von 72% bei *Dimorphoteca*, 63,8% bei *Tagetes* und 75,6% bei *Calendula*, der als wachstumsfähig und reizempfindlich anzunehmen ist. Das ist ein Ergebnis, das durchaus zugunsten der Statolithentheorie spricht.

Der Stärkegehalt wurde in einigen phototropisch gereizten Serien von *Tagetes* nicht kontrolliert. Dies konnte ohne Nachteil unterbleiben, da sich ergab, daß in der großen Mehrzahl der Fälle die phototropischen Krümmungen in gleicher Intensität auftraten bei stärkefreien Pflanzen, wie bei solchen mit Stärkeresten. Diese übten also nicht etwa als Energiequelle irgendwelchen Einfluß auf die Reaktion aus, ebensowenig auf die Zuwachsgröße, die auch keine bestimmte Beziehung zu noch vorhandenen Stärkemengen erkennen läßt, außer wo es sich um schwach etiolierte Pflanzen handelt. In diesen Fällen aber ist das gesteigerte Längenwachstum sicherlich dem Etiolement zuzuschreiben.

h) Wachstums- und Krümmungsmöglichkeit der entstärkten Keimsprosse.

Die Fähigkeit zu weiterem, wenn auch bescheidenem Wachstum nach Abbau der letzten Stärke kann nur bei Pflanzen vermutet werden, denen noch ein anderer Reservestoff zur Verfügung

steht. Als solchen konnte ich bei allen verwendeten Kompositen ein fettes Öl im Rindenparenchym feststellen, das sich mit Sudanglyzerin orangerot färbt, in Äther etwas löslich, in Essigsäure und absolutem Alkohol dagegen unlöslich ist. Es findet sich auch bei entstärkten Keimpflanzen noch in beträchtlichen Mengen und tritt besonders bei *Tagetes* und *Helianthus* aus angeschnittenen Zellen oft in großen Tropfen aus. Zucker oder Inulin konnte ich nirgends nachweisen. Bei dem verwendeten Versuchsmaterial kann also noch nicht von einem extremen Hungerzustand die Rede sein. Die verminderte Wachstumsfähigkeit wird vielmehr als direkte Folge des Lichtentzugs zu betrachten sein.

Tabelle 17.

Tagetes erecta. Zusammenstellung der Versuche.

Geotropisch gereizt								Phototropisch gereizt						
Versuchs-Nr.	Anzahl der Versuchspflanzen	geotropisch gekrümmt: bewegliche Stärke nach der Reizung: vorhanden	geotropisch gekrümmt: bewegliche Stärke nach der Reizung: nicht nachweisbar	nicht gekrümmt: Wachstum während der Reizung: vorhanden	nicht gekrümmt: Wachstum während der Reizung: sistiert	nicht gekrümmt: mittlerer Zuwachs während der Reizung	nicht gekrümmt: nach Neubildung von Stärke gekrümmt	Versuchs-Nr.	Anzahl der Versuchspflanzen	phototropisch gekrümmt: bewegliche Stärke nach der Reizung: vorhanden	phototropisch gekrümmt: bewegliche Stärke nach der Reizung: nicht nachweisbar	phototropisch gekrümmt: mittlerer Zuwachs während der Reizung	nicht gekrümmt: Wachstum während der Reizung: vorhanden	nicht gekrümmt: Wachstum während der Reizung: sistiert
7	18	3	0	14	1	4,0		8	24	0	18	2,9	1	6
21	23	4	2	15	2	3,6		20	22	2	18	12,9	0	2
24	19	1	0	12	6	5,2		23	24	3	16	3,7	0	5
29	25	6	0	15	4	7,9		28	27	5	18	10,1	3	1
15	32	2	0	17	13	2,7		14	35	25 [1]		4,0	1	9
16	20	2	0	12	6	2,3		17	25	18 [1]		7,5	0	7
18	26	2	1	11	12	1,9		19	32	25 [1]		6,2	0	7
1	22	5	1	16	0	6,7		Total	189	148			5	36
3	34	1	0	27	6	4,3								
4	35	3	0	32	0	10,3	32	%	100	78,3			2,6	19,1
5	37	2	0	31	4	4,1	35							
6	18	5	0	10	3	2,5	13							
9	32	0	0	17	15	2,2	17							
13	28	1	0	23	4	2,6								
27	28	5	2	19	2	5,3	21							
Total	397	42	6	271	78		118							
%	100	10,6	1,5	68,3	19,6									

[1]) Bei den Versuchen Nr. 14, 17 und 19 wurde der Stärkegehalt nach der phototropischen Reizung nicht geprüft.

Tabelle 18.

Dimorphotheca aurantiaca. Zusammenstellung der Versuche.

Geotropisch gereizt								Phototropisch gereizt						
Versuchs-Nr.	Anzahl der Versuchspflanzen	geotropisch gekrümmt: bewegliche Stärke nach der Reizung: vorhanden	geotropisch gekrümmt: bewegliche Stärke nach der Reizung: nicht nachweisbar	nicht gekrümmt: Wachstum während der Reizung: vorhanden	nicht gekrümmt: Wachstum während der Reizung: sistiert	nicht gekrümmt: mittlerer Zuwachs während der Reizung	nicht gekrümmt: nach Neubildung von Stärke gekrümmt	Versuchs-Nr.	Anzahl der Versuchspflanzen	phototropisch gekrümmt: bewegliche Stärke nach der Reizung: vorhanden	phototropisch gekrümmt: bewegliche Stärke nach der Reizung: nicht nachweisbar	phototropisch gekrümmt: mittlerer Zuwachs während der Reizung	nicht gekrümmt: Wachstum während der Reizung: vorhanden	nicht gekrümmt: Wachstum während der Reizung: sistiert
6	10	0	0	10	0	4,8		7	14	0	9	3,0	1	4
9	17	0	0	12	5	3,1		8	20	0	18	3,2	1	1
11	22	0	0	20	2	2,9		10	24	0	13	3,1	3	8
1	18	0	0	13	5	5,5		Total	58	0	40		5	13
2	17	0	0	14	3	4,0								
3	18	0	1	16	1	5,0	17	%	100	0	69,0		8,6	22,4
4	27	1	0	23	3	7,6								
5	26	0	0	25	1	7,8	25							
12	16	0	1	13	2	6,0								
13	16	0	0	12	4	5,3								
14	14	0	0	9	5	4,7								
Total	201	1	2	167	31									
%	100	0,5	1,0	83,1	15,5									

Tabelle 20.

Helianthus annuus. Zusammenstellung der Versuche.

Geotropisch gereizt							
Versuchs-Nr.	Anzahl der Pflanzen	geotropisch gekrümmt: bewegliche Stärke nach der Reizung: vorhanden	geotropisch gekrümmt: bewegliche Stärke nach der Reizung: nicht nachweisbar	nicht gekrümmt: Wachstum während der Reizung: vorhanden	nicht gekrümmt: Wachstum während der Reizung: sistiert	nicht gekrümmt: mittlerer Zuwachs während der Reizung	nicht gekrümmt: nach Neubildung von Stärke gekrümmt
4	24	3	0	11	10	6,2	
5	17	5	0	10	2	4,8	
6	17	4	1	12	0	11,6	6
9	15	0	0	8	7	4,9	1
10	13	0	0	8	5	3,5	
Total	86	12	1	49	24		
%	100	14,0	1,2	56,9	27,9		

Tabelle 19.

Calendula officinalis. Zusammenstellung der Versuche.

Geotropisch gereizt							Phototropisch gereizt						
		geotropisch gekrümmt		nicht gekrümmt					phototropisch gekrümmt			nicht gekrümmt	
		bewegliche Stärke nach der Reizung		Wachstum während der Reizung					bewegliche Stärke nach der Reizung			Wachstum während der Reizung	
Versuchs-Nr.	Anzahl der Versuchspflanzen	vorhanden	nicht nachweisbar	vorhanden	sistiert	mittlerer Zuwachs während der Reizung	Versuchs-Nr.	Anzahl der Versuchspflanzen	vorhanden	nicht nachweisbar	mittlerer Zuwachs während der Reizung	vorhanden	sistiert
2	10	0	0	10	0	9,3	3	9	1	4	6,2	1	3
6	20	3	0	14	3	6,0	5	18	0	9	4,0	1	8
8	17	0	0	17	0	4,6	7	16	4	7	6,3	1	4
9	16	0	1	12	3	2,8	10	13	7	6	7,3	0	0
11	10	2	0	5	3	8,7	Total	56	12	26		3	15
1	9	0	0	9	0	12,3							
Total	82	5	1	67	9		%	100	21,4	46,4		5,4	26,8
%	100	6,1	1,2	81,7	11,0				67,8				

Tabelle 21.

Helianthus multiflorus. Zusammenstellung der Versuche.

Geotropisch gereizt							
		geotropisch gekrümmt		nicht gekrümmt			
		bewegliche Stärke nach der Reizung		Wachstum während der Reizung			
Versuchs-Nr.	Anzahl der Pflanzen	vorhanden	nicht nachweisbar	vorhanden	sistiert	mittlerer Zuwachs während der Reizung	nach Neubildung von Stärke gekrümmt
5	20	6	0	9	5	2,3	
6	19	1	0	15	3	2,7	9
7	10	0	0	5	5	3,1	3
Total	49	7	0	29	13		12
%	100	14,3	0	59,2	26,5		

Unter den Zuwachsgrößen, die während der geotropischen Reizung gemessen wurden, sind aber Werte von 2—4 Teilstrichen so häufig, daß sich die Frage erhebt, ob bei so geringem Wachstum überhaupt noch wahrnehmbare Krümmungen zustande kommen können. Prüfen wir die kleinsten Zuwachsmengen bei den phototropischen Krümmungen desselben Objektes, so zeigt sich, daß sie sich tatsächlich in den gleichen Grenzen bewegen. Praktisch können wir also wohl annehmen, daß dieselben Verlängerungen auch zur geotropischen Krümmung ausreichen müssen, da ja die Krümmungsmechanik für beide Reaktionen im wesentlichen die gleiche ist. Daneben gibt es sogar auch Fälle von deutlicher phototropischer Krümmung, wo mit der angewandten Methode gar kein Wachstum der Mittellinie zu verzeichnen ist. Es mag dahingestellt bleiben, ob dies mit feinern Meßmethoden möglich wäre oder ob die Krümmung hier allein durch Zuwachs der Konvexflanke zustande kommt, unter Verkürzung der Konkavflanke, eine Möglichkeit, die Pfeffer[1]) bei langsam wachsenden Organen in Fällen schneller Einkrümmung ausdrücklich mit in Betracht zieht. Jedenfalls darf ein solcher nicht sichergestellter Krümmungsmodus nicht zum Vergleich herangezogen werden.

Ich versuchte außerdem die Grenzwerte für *Tagetes* konstruktiv zu berechnen, was leicht möglich ist, wenn wir die für unsern Zweck wohl zulässige Annahme machen, daß die Krümmung in Form eines Kreisbogens erfolge, und wenn wir den Abfall der Wachstumsgeschwindigkeit zwischen den beiden Flanken als stetig voraussetzen. Kennen wir die Dicke des Hypokotyls und die Länge der Krümmungszone, so läßt sich durch Konstruktion ermitteln, welchen Ablenkungswinkel der kleinste, empirisch gefundene Zuwachs bei asymmetrischer Wachstumsverteilung hervorrufen kann. Den Wachstumsabfall zwischen den beiden Flanken müssen wir dabei willkürlich festsetzen, weil derselbe — und mit ihm der Krümmungswinkel — beim gleichen Mittelwachstum recht verschieden sein kann.

In den zusammenfassenden Tabellen habe ich die Fälle, in denen bei geotropischer Reizung ein Zuwachs von einem Teilstrich gemessen wurde, als zu nahe der Fehlergrenze liegend in die Rubrik mit sistiertem Wachstum verwiesen. Es kommt also für die Konstruktion nur der minimale Zuwachs von 2 Teilstrichen

1) Pfeffer, W., a. a. O., Bd. II, S. 372, 661.

(0,158 mm) in Betracht. Dabei ist die in praxi angewandte Hebelverlängerung durch die angegipsten Glasnadeln auch bei der theoretischen Konstruktion zu berücksichtigen. Die Dicke der verwendeten *Tagetes*-Stengel betrug im Mittel 1,0 mm, die Länge der Krümmungszone bei schwach gekrümmten Pflanzen 4 mm. Ich stellte die letztere fest, indem ich die Keimlinge auf weißes Papier legte, nachzeichnete und mit einem Streifchen Millimeterpapier ausmaß. Um die Konstruktion exakter ausführen zu können, vergrößerte ich die Dimensionen auf das 10fache. Gehen wir aus von der Annahme, daß die Konkavflanke weder Verkürzung noch Zuwachs erfahre, und daß der minimale Zuwachs von zwei Teilstrichen (0,15 mm) nur der Konvexflanke zukomme, so ergibt die Konstruktion einen Krümmungswinkel von 9°. Setzen wir aber die Verlängerung von zwei Teilstrichen als Zuwachs der Mittellinie, denjenigen der Konvexseite also als vier Teilstriche (3,3 mm), so resultiert sogar ein Winkel von 19°, das sind Ablenkungen, wie ich sie an schwach gekrümmten Keimlingen tatsächlich gemessen habe.

Die Dicke der Hypokotyle von *Dimorphotheca* und *Calendula* beträgt im Mittel 0,75, bezw. 1,26 mm. Die Konstruktion müßte also zu ähnlichen Werten führen wie für *Tagetes*.

Zum Vergleich lassen sich endlich noch die Messungen von Graf Luxburg[1]) an geotropisch gekrümmten Sprossen heranziehen. Um die Gegenüberstellung zu erleichtern, gebe ich seine Zahlen in Millimeter umgerechnet wieder. Bei seinen Versuchen mit *Hippuris vulgaris*, die die besten Vergleichswerte für uns bieten, weil dort keine oder nur ganz geringe Wachstumsbeschleunigung vorliegt, finden sich für die Mittelzone während der Krümmung Zuwachsgrößen von 0,034 mm (Tab. 3), 0,136 mm (Tab. 4), 0,098 mm (Tab. 6), 0,030 mm (Tab. 7 und 8). Diese bleiben alle beträchtlich unter dem Zuwachs von 0,158 mm, den ich als Grenzwert annahm. Sogar bei Gelenksprossen, für die Graf Luxburg eine Beschleunigung des Mittelwachstums feststellte, wird dieser Zuwachs in 12 Fällen nicht einmal erreicht und nur in 5 Fällen überschritten. Wenn wir noch in Betracht ziehen, daß die von Graf Luxburg verwendeten Objekte wahrscheinlich bedeutend dicker waren als meine Keimstengel, so steht außer Zweifel, daß der in meinen Tabellen aufgeführte minimale Zuwachs von zwei Teilstrichen zur Herstellung einer geotropischen Krümmung mehr als genügt hätte, wenn die übrigen Bedingungen dafür gegeben gewesen wären.

1) Luxburg, Graf H., a. a. O.

Anhang.

Nur beiläufig seien hier noch einige Versuche derselben Art an Infloreszenzen erwähnt, die nicht in größerem Maßstab ausgeführt wurden, weil die Entstärkung sich als zu schwierig erwies, wie bei allen über das Keimlingsalter hinausgewachsenen Objekten. Sie gelang unter einer ansehnlichen Zahl von Versuchspflanzen nur bei *Capsella bursa pastoris* in etwas größerem Umfang. Die geotropische Reizung der entstärkten Infloreszenzen führte hier zu denselben Resultaten, wie bei Kompositenkeimlingen: etwa 60% der Blütenstände zeigten noch geradliniges Wachstum ohne Krümmung, und durch Traubenzuckerfütterung ließ sich auch Regeneration der Statolithenstärke und Aufkrümmung aus erneuter geotropischer Reizlage erreichen. Aber ganz junge Infloreszenzen erwiesen sich als zu zart für die Entstärkung; diese Behandlung ließ sich nur an etwas älteren Blütenständen durchführen und diese besaßen nur noch geringe phototropische Empfindlichkeit, bloß 15—20% davon reagierten auf einseitigen Lichtreiz nach der Entstärkung. Ohne die Kontrolle der Empfindlichkeit gegen andre Reize aber können diese Versuche keine allzu große Beweiskraft beanspruchen.

An Infloreszenzen, die von *Albugo candida* befallen waren, erwiesen sich die ageotropischen Krümmungen als unabhängig von der Gegenwart von Statolithenstärke, obgleich bei starkem Pilzbefall der Blütenstand ganz stärkefrei sein kann. In diesen extremen Fällen ist das Längenwachstum bereits sistiert und läßt sich auch nicht durch Zuckerfütterung reaktivieren. Bei schwächerem Befall jedoch bleibt die geotropische Reaktion aus, obgleich noch bewegliche Stärke vorhanden ist. Es muß wohl durch den Parasiten entweder ein den Schwerereiz in seinen Erfolgen überwiegender Reiz ausgeübt oder die Sensibilität des Protoplasmas so stark geschwächt werden, daß keine Perzeption mehr möglich ist.

Gelegentliche Untersuchungen an Blüten- bew. Fruchtstielen von *Erodium Manescavi*, die im Verlauf ihrer Entwicklung eine auffallende Änderung ihrer geotropischen Stimmung erfahren, führten mich auf die Beobachtung, daß diesem Stimmungswechsel keine sichtbare Veränderung im Statolithenapparat parallel geht. Die Stiele zeigen anfangs einen mäßig ausgeprägten negativen Geotropismus. Nach der Anthese aber verändern sie ihre Einstellung zur Schwerkraftrichtung, bis sie schließlich einen Winkel

von 135° mit der Vertikalen einschließen. In den Gelenkpolstern ihrer beiden Enden, welche die Krümmung ausführen, besitzen sie je 8—12 mm weit einen gut entwickelten Statolithenapparat, der in den übrigen Teilen fehlt. Beim Übergang der Stiele vom negativen zum Plagiogeotropismus konnte ich keine Veränderung desselben feststellen. Statolithenstärke findet sich auch andeutungsweise schon in 5 mm langen Blütenstielen, und in beträchtlichen Mengen in Basis und Spitze der Stiele von 2 cm Länge, denen deutlich differenzierte Gelenkpolster noch fehlen und die auf Übertragung in Horizontallage noch nicht reagieren. Daß die Bewegung nicht allein in den Gelenkpolstern möglich ist, zeigen 4—5 cm lange Blütenstiele, die sich aus geotropischer Reizlage mittels einer Krümmung im mittleren, stärkefreien Stengelteil aufrichten. Nur eine eingehende Untersuchung, die nicht im Rahmen dieser Arbeit lag, könnte zeigen, welche Rolle bei diesen überhaupt noch wenig aufgeklärten autogenen Umschaltungsvorgängen der beweglichen Stärke zukommt.

B. Gramineen.

Entstärkungsversuche mit Gramineenkeimlingen blieben wegen des allzu großen Stärkereichtums dieser Objekte erfolglos. Auch nach Entfernung des Endosperms war ein völliger Abbau der Stärke erst zu erzielen zu einer Zeit, wo die geotropische Empfindlichkeit schon sehr gering war. Doch machte ich dabei die Beobachtung, daß in allen Fällen die bewegliche Stärke in der Koleoptilenspitze rascher resorbiert wurde als diejenige in den Gefäßbündelscheiden von Koleoptile und Internodium. Diese Tatsache verdient wohl einiges Interesse, da ja in der Koleoptilenspitze die maximale Empfindlichkeit gegen geotropische Reize lokalisiert ist nach den Untersuchungen von v. Guttenberg[1]), Tröndle[2]) und Dewers[3]). Die Angaben v. Guttenbergs über die Verteilung der Stärke bei verschiedenen Gramineen beziehen sich auf Keimlinge von bestimmtem Entwicklungsstadium (1,5—4 cm Länge) und vermutlich

1) Guttenberg, H. von, Über die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit in der Koleoptile der Gramineen. Jahrb. f. wiss. Bot., L, 1912.

2) Tröndle, A., Der zeitliche Verlauf der geotropischen Reaktion und die Verteilung der geotropischen Sensibilität in der Koleoptile. Jahrb. f. wiss. Bot., LII, 1913.

3) Dewers, F., a. a. O.

auf geschlossene Koleoptilen[1]). Denn es wird nur allgemein für längere Keimblattscheiden eine Längenzunahme der stärkeführenden Spitzenzone konstatiert, wie sie schon Němec[2]) für *Panicum miliaceum* und *Avena sativa* festgestellt hatte. Über das weitere Schicksal der beweglichen Stärke in der Koleoptile konnte ich keine Angaben in der Literatur finden. Rothert[3]) gibt für *Avena sativa* an — was wohl auch für andere Poaeoideen gilt —, daß die Krümmungsfähigkeit nach der Durchbrechung der Koleoptile rapid abnimmt, während sie bei den Paniceen länger andauert und erst mit dem Wachstum des Internodium definitiv erlischt. Ich suchte deshalb festzustellen, ob die von den genannten Autoren beobachtete Verlängerung der stärkereichen Spitzenzone auch in durchbrochenen Koleoptilen noch wahrzunehmen ist, oder ob die raschere Entleerung des Spitzenparenchyms, wie ich sie bei nachträglichem Lichtentzug gefunden hatte, vielleicht auch im normalen Entwicklungsgang der jungen Pflanze eintritt, und ob sie zeitlich mit dem Rückgang der geotropischen Empfindlichkeit zusammenfällt. Wegen der Schwierigkeit der Samenbeschaffung im Sommer 1917 standen mir unter den von v. Guttenberg untersuchten Objekten nur *Sorghum vulgare* und *Hordeum vulgare* zur Verfügung, als Vertreter der Panicoideen einerseits, der Poaeoideen andererseits. Untersucht wurden in erster Linie hell erzogene Keimpflanzen, vergleichsweise aber auch Dunkelkeimlinge. Da diese so oft als Versuchsmaterial dienen, erschien es nicht unwichtig, ihr Verhalten in dieser Hinsicht kennen zu lernen. Die Bemerkung v. Guttenbergs, daß „Keimlinge, die am Lichte gezogen worden waren, gegenüber etiolierten Keimlingen keinen Unterschied zeigten“[4]), bezieht sich auf ganz junge Koleoptilen. Nach meinen Erfahrungen an Kompositen waren aber im weiteren Verlauf ihrer Entwicklung sehr wohl Unterschiede zu erwarten. Endlich zog ich zum Vergleich auch intermittierend belichtete Pflanzen von *Sorghum* heran, weil diese Behandlung die sehr früh eintretende Durchbrechung der Koleoptile verzögert und die Stärkeverteilung im noch geschlossenen Organ leichter zu verfolgen gestattet.

1) Guttenberg, H. von, a. a. O., S. 319 ff.
2) Němec, B., 1901, a. a. O., S. 125.
3) Rothert, W., Über Heliotropismus. Beitr. z. Biol. d. Pfl., VII, 1896.
4) Guttenberg, H. von, a. a. O., S. 322.

Die jungen Koleoptilen von *Hordeum* und *Sorghum* enthalten nach v. Guttenberg[1]) in einer 4—5 mm, bezw. 3—4 mm langen Spitzenzone große bewegliche Stärkekörner in allen Parenchymzellen, außerdem in den Stärkescheiden der beiden Gefäßbündel mehr oder minder bis zur Basis, letztere auch im Internodium. Dieser Stärkevorrat wird in der Tat bei hell erzogenen Pflanzen in ähnlicher Weise abgebaut, wie ich es an nachträglich verdunkelten beobachtet hatte, ebenso bei intermittierend belichteten Keimlingen. Nur erfolgt dort der Abbau im Verhältnis zur Koleoptilenlänge etwas früher, da die Pflanzen schwach etiolieren, aber annähernd auf derselben Entwicklungsstufe hinsichtlich der Durchbrechung der Keimscheide, so daß diese Beobachtungen sich denen an Lichtkeimlingen ergänzend einfügen ließen. Leider wurde nicht darauf geachtet, daß die Körner im Keimbett alle in genau gleicher Tiefe zu liegen kamen; die Unterschiede betrugen bis zu 6 mm. Außerdem sind die Beobachtungen verschiedenen Versuchsserien entnommen, die Pflanzen also nicht bei absolut gleichen Temperaturen und Beleuchtungsintensitäten erzogen, was nach den Feststellungen von Vogt[2]) die Wachstumsdauer der Koleoptile — und wohl auch des Internodiums von *Sorghum* — beeinflussen mußte. Infolgedessen schwanken die den verschiedenen Abbaustufen entsprechenden Koleoptillängen etwas. Die Ergebnisse sind in den Tabellen 22 und 23 (vgl. S. 436 u. 437) zusammengestellt.

Eine Gesetzmäßigkeit im Abbau der Stärke tritt deutlich zutage. Bei den Lichtkeimlingen beider Objekte setzt er vor dem Durchbrechen der Laubblätter ein. Er beginnt in der äußersten Spitze der Koleoptile und schreitet mit individuell verschiedener Geschwindigkeit basalwärts fort. Bei der Gerste, die mit der Durchbrechung der Keimscheide einen raschen Abfall der geotropischen Empfindlichkeit aufweist, zeigt sich gleichzeitig eine deutliche Verlängerung der stärkefreien Spitze gegenüber den noch geschlossenen Koleoptilen gleicher Länge. *Sorghum*, das seine Empfindlichkeit länger behält, zeigt im allgemeinen einen langsamer und gleichmäßiger fortschreitenden Abbau der Stärke[3]).

1) Guttenberg, H. von, a. a. O. S. 321 ff.

2) Vogt, E., Über den Einfluß des Lichts auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. Zeitschr. f. Bot. VII, 1915.

3) Bei den intermittierend belichteten Pflanzen ist zu berücksichtigen, daß die Koleoptilen etwas größere Länge erreichten, ehe die Laubblätter durchbrachen.

Vorwiegend betrifft er zunächst die grobkörnige, bewegliche Stärke des Grundparenchyms; die Gefäßbündelscheiden behalten meist ihre Statolithen etwas länger, im basalen Teil der Koleoptile sogar bis zum völligen Erlöschen der geotropischen Reizbarkeit. Ein vollständiges Verschwinden beobachtete ich dort nie, nur mehr oder weniger weitgehende Abbauerscheinungen. Auch an der Koleoptileninsertion von *Sorghum* bleibt die Stärke erhalten. Auf die entleerte Spitzenregion folgt stets eine Zone mit teilweise resorbierten, an Größe und Zahl stark reduzierten Stärkekörnern. Diese sind nicht immer leicht von der daneben vorhandenen unbeweglichen Stärke zu unterscheiden. Die in Tabelle 22 und 23 angegebenen, durch mikrometrische Messung gefundenen Zahlen für die stärkefreie Zone stellen deshalb nur Annäherungswerte dar.

Tabelle 22.

Hordeum vulgare. Abbau der Stärke in der Koleoptile.

Lichtkeimlinge				Dunkelkeimlinge			
Zustand der Koleoptile	Länge der Koleoptile mm	Freie Laubblatt-spitze mm	Stärkefreie Koleoptilen-spitze mm	Zustand der Koleoptile	Länge der Koleoptile mm	Freie Laubblatt-spitze mm	Stärkefreie Koleoptilen-spitze mm
Geschlossen	9		0,1	Geschlossen	20		0
„	14		0,6	„	30		0
„	16		0,9	„	50		0
„	20		0,7	„	55		0
„	30		0,7	„	57		0
Durchbrochen, noch reizbar	16	0,5	1,0	„	45		0,2
„	17	1	1,4	„	55		0,7
„	17	3	1,7	Durchbrochen, noch reizbar	45	10	0
„	18	5	2,1	„	45	8	0,3
„	18	7	2,5	„	60	15	0
„	21	9	2,5	„	55	20	0,7
Nicht mehr geotr. reizbar	20	9	3,5	„	55	25	0,7
„	25	14	2,1	„	60	30	0,9
„	22	18	1,4	Nicht mehr geotr. reizbar	45	30	1,1
„	25	20	1,5	„	50	35	1,0
„	27	28	4,2	„	55	40	1,1
„	31	26	10,0	„	55	50	1,4
„	18	42	7,0	„	55	60	1,4
„	32	45	3,0	„	50	65	1,9
„	21	49	4,0	„	50	80	1,1
„	25	65	9,5	„	50	110	1,1

Tabelle 23.

Sorghum vulgare. Abbau der Stärke in der Koleoptile.

Die mit * bezeichneten Koleoptilen waren intermittierend belichtet.

Lichtkeimlinge				Dunkelkeimlinge				
Zustand der Koleoptile	Länge der Koleoptile mm	Freie Laubblattspitze mm	Stärkefreie Koleoptilenspitze mm	Zustand der Koleoptile	Länge der Koleoptile mm	Länge des Internodiums mm	Freie Laubblattspitze mm	Stärkefreie Koleoptilenspitze mm
Geschlossen	6		0	Geschlossen	5	14		0
„	8		0	„	6	25		0
„	8		0,4	„	6	33		0
„	9		0,5	„	10	39		0
„ *	7		0,28	„	6	49		0
„ *	7,5		0,3	„	12	60		0
„ *	8		0,56	„	16	84		0
„ *	9		0,42	„	20	95		0
„ *	10,5		0	„	26	120		0
„ *	16,5		0,63	„	28	132		0
„ *	17,5		0,5	„	28	142		0
eben aufgerissen *	15		0,3	Durchbrochen, noch reizbar	31	130	1	0
eben aufgerissen *	16		0,54	„	33,5	144	8	0
Durchbrochen, noch reizbar	9	0,5	0,3	„	30	155	5	0
„	12	0,5	0,7	„	26	101	8	0
„	7	1	0,3	„	28	121	8	0
„	11	1	0,7	„	36	118	8	0
„	9	2	1,2	„	30	132	40	0
„	12	2	0,7					
Nicht mehr geotr. reizbar	13	16	10,0					
„	16	19	7,0					
„	14	26	1,7					
„	12	29	10,2					
„	14	32	11,5					
„	11	35	9,5					
„	14	36	7,7					
„	12	41	8,5					

Sie zeigen aber deutlich, daß beim Erlöschen der geotropischen Reizbarkeit zwar nie die bewegliche Stärke in der ganzen Ausdehnung der Koleoptile verschwunden, wohl aber gerade die vorher empfindlichste Spitzenregion mehr oder minder weit entleert ist. Die anfängliche Verlängerung der stärkereichen Zone, wie sie

Němec und v. Guttenberg beschrieben, ist nur absolut, nicht relativ, und wird sehr bald von einer progressiven Abnahme abgelöst.

Vergleichen wir damit das Verhalten der Dunkelkeimlinge. Bei *Hordeum* erfolgt der Stärkeabbau in der gleichen Weise, in der Koleoptilenspitze beginnend. Aber er setzt später ein, meist erst nach dem Durchbrechen der Laubblätter, kurz vor dem Erlöschen des Koleoptilenwachstums, und erreicht eine viel geringere Ausdehnung, solange dieses noch nicht abgeschlossen ist. Nur in 2 Fällen fand ich bei geschlossenen Koleoptilen bereits Abbauerscheinungen.

Wesentlich anders verläuft der Prozeß bei *Sorghum*. Wenn von einer Länge von 5—7 cm ab das überverlängerte Internodium sich nicht mehr recht aufrecht zu halten vermag, stellt sich die noch geschlossene Koleoptile immer wieder in die Lotrichtung ein. Das Internodium ist zu diesem Zeitpunkt stärkefrei, in der Koleoptile ist keine Resorption des großen Stärkevorrates zu beobachten. Bei jüngeren Stadien nimmt die Länge der stärkereichen Spitzenzone sogar noch zu. So bleibt es, bis das Internodium eine Länge von 130—140 mm, die Koleoptile von 30—33 mm erreicht hat. Bricht nunmehr das erste Laubblatt durch, so tritt auch dann noch kein Abbau der Stärke ein. Die Koleoptilenspitze besitzt noch ihren ganzen Stärkevorrat, wenn das Laubblatt sie bereits um 40 mm überragt, und die Gefäßbündelscheiden führen bis zur Basis bewegliche Stärke. Weiter konnte ich das Verhalten der Koleoptile nicht verfolgen, weil nur einzelne Pflanzen sich so lange am Leben erhalten ließen.

Überblicken wir diese Erscheinungen, einstweilen unter Ausschluß der Dunkelpflanzen von *Sorghum*, so zeigt sich in der Tat ein Parallelismus zwischen dem Rückgang der geotropischen Reaktionsfähigkeit und der Resorption der umlagerungsfähigen Stärke in der Koleoptilenspitze. Wir werden diese Resorption zunächst darauf zurückführen, daß die durchbrochene Keimscheide für die Pflanze ziemlich bedeutungslos geworden ist und die in ihr gespeicherten Stoffe nunmehr dem Wachstum der übrigen Organe zugute kommen sollen. Auffallend ist es aber, daß die großen Stärkemengen, die während des maximalen Wachstums der Koleoptile nicht angegriffen, sondern sogar noch vermehrt wurden, nun abgebaut werden gerade zu der Zeit, wo die geotropische Reaktionsfähigkeit schwindet.

Dieses zeitliche Zusammentreffen bestätigt die Vermutung, daß die nunmehr entbehrlich gewordene Koleoptilenstärke im Dienste der Geoperzeption gestanden hat, wenn wir auch die Abnahme der geotropischen Reaktionsfähigkeit dem Schwinden des Koleoptilenwachstums zuschreiben müssen. Die Erscheinung, daß zu diesem Zeitpunkt noch so beträchtliche Stärkereste in den Gefäßbündelscheiden vorhanden sind, behält nichts Unverständliches, wenn wir mit Pringsheim[1]) „berücksichtigen, daß in den Fällen, in denen die geotropische Krümmungsfähigkeit erlischt, ohne daß die betreffenden Stärkekörner verschwinden, noch nicht die geotropische Empfindlichkeit erloschen sein muß". Gerade in unserm Fall liegt es nahe, anzunehmen, daß die geotropische Sensibilität zwar mit der Entleerung des besonders empfindlichen Spitzenparenchyms stark reduziert wird, aber erst mit dem vollständigen Abbau der umlagerungsfähigen Stärke in den Gefäßbündelscheiden ganz verschwindet.

Die Dunkelkeimlinge von *Sorghum* stimmen bezüglich der Widerstandsfähigkeit ihrer Statolithenstärke so weitgehend mit etiolierten Keimpflanzen der untersuchten Kompositen (außer *Tagetes*) überein, daß ich ihr Verhalten im Zusammenhang mit jenen im folgenden Kapitel erörtern möchte.

4. Einfluß des Lichtes auf die Statolithenstärke.

Es war eine überraschende Erfahrung, daß Dunkelkeimlinge ihre Statolithenstärke erst nach Tagen und auch dann nur in ganz beschränktem Maße angreifen, während nach relativ kurzer Kultur im Lichte sich die völlige Entstärkung leicht erzielen läßt. Dies brachte mich auf den Gedanken, die minimale Belichtungsdauer festzustellen, die eine rasche Entstärkung der Keimpflanzen ermöglicht. Ich fand, daß bei *Tagetes* und *Dimorphotheca* eine solche schon erreicht wird, wenn am Lichte keimende Pflänzchen sofort nach der Entfaltung ihrer Keimblätter verdunkelt werden. Nach Keimung im Dunkeln genügte eine nachträgliche Belichtung von 1 Tag (ca. 17 Stunden), für *Helianthus* von 3 Tagen. *Calendula* braucht nach der Entfaltung der Keimblätter noch 1—2tägige Belichtung. Die beiden letzteren, stärker zum Etiolement neigenden Objekte zeigen auch hierbei ein größeres Lichtbedürfnis.

---

1) Pringsheim, E. G., Die Reizbewegungen der Pflanzen, Berlin 1912, S. 53.

Diese Schwellenwerte erinnern an diejenigen, welche bei der Untersuchung der Etiolierungserscheinungen an Blättern durch Batalin[1]) und Busch[2]) für die Auslösung einer annähernd normalen Blattentwicklung gefunden wurden. Die Übereinstimmung ist keine zufällige; in der Tat liegt bei den untersuchten Kompositen eine bestimmte Beziehung zwischen ihrem Etiolierungsgrad und der Resistenz ihrer Statolithenstärke vor. Etiolierte Keimlinge resorbieren stets ihre Stärke bedeutend langsamer als normal entwickelte. Bei schwachem Etiolement ist eine völlige Entstärkung noch durch entsprechend längere Verdunklung erreichbar; je hochgradiger aber das Etiolement, um so resistenter erscheinen die Statolithen. Bei völliger Dunkelkultur fand ich nur in den überhaupt wenig zum Etiolement neigenden *Tagetes*-Keimlingen weitergehenden Stärkeabbau. Dieser Zusammenhang ist offenbar bisher nicht beachtet worden. Die Entleerung verdunkelter Blätter wurde von Busch[2]) untersucht, diejenige von Stengelorganen blieb unberücksichtigt. Dem Verhalten der Statolithenstärke beim Etiolement wurde überhaupt keine Beachtung geschenkt, obgleich es geeignet erscheint, einerseits die Bedeutung des Statolithenapparats für den Dunkelkeimling zu beleuchten, anderseits die Auffassung des Etiolements als Reizwirkung der Verdunkelung und nicht als Folgeerscheinung des Nahrungsmangels zu bestätigen[3]). Schon Jost[4]) hatte nachgewiesen, daß nachträglich verdunkelte Blätter sich hinsichtlich ihres Wachstums wesentlich anders verhalten, als ganz im Dunkeln entwickelte. Eine analoge Erscheinung liegt bei Stengelorganen in bezug auf die Resistenz ihrer Statolithenstärke vor. Die Analogie geht soweit, daß die Methode intermittierender Belichtung, mit der Batalin[5]) an etiolierten Pflanzen annähernd normale Wuchsformen erzielte, sich auch mit Erfolg für die Entstärkung von Keimpflanzen anwenden läßt. Bei täglicher Belichtung von 2 Stunden fand, den Angaben Batalins entsprechend, keine Chlorophyllbildung statt, aber Hypokotyl und

1) Batalin, A., a. a. O.

2) Busch, H., Untersuchungen über die Frage, ob das Licht zu den unmittelbaren Lebensbedingungen der Pflanzen usw. Erlanger Inaug.-Diss., 1889.

3) Vgl. Pfeffer, W., a. a. O., Bd. II, S. 114. — Fitting, H, Lichtperzeption und phototropische Empfindlichkeit. Jahrb. f. wiss. Bot., XLV, 1908. — Jost, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 3. Aufl. S. 412.

4) Jost, L., Über die Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilationstätigkeit. Jahrb. f. wiss. Bot., XXVII, 1895, S. 443.

5) Batalin, A., a. a. O.

Keimblätter entwickelten sich in ziemlich normalen Formen, und der Abbau der Stärke erfolgte in gleicher Weise wie bei ergrünten Keimlingen. Aus dieser Übereinstimmung erhellt deutlich der Einfluß des Lichtes auf das Verhalten der beweglichen Stärke. Daß dieser Zusammenhang allgemeinerer Natur ist, geht aus den ähnlichen an *Sorghum vulgare* beobachteten Verhältnissen hervor: bei Dunkelkeimlingen Erhaltung des Statolithenapparates in der Koleoptilenspitze bis zur Erschöpfung der Wachstumsenergie, in belichteten Koleoptilen rasche Entleerung gerade dieser Teile.

Wahrscheinlich ist die extreme Resistenz der Statolithenstärke direkt unter die Etiolierungserscheinungen zu zählen und stellt nicht nur eine zufällige Begleiterscheinung derselben dar. Jedenfalls scheint alles darauf hinzudeuten, daß auch in der leichteren Angreifbarkeit der Statolithen einmal belichteter Pflanzen eine Reizwirkung des Lichtes vorliegt. Es ist anzunehmen, daß eine gewisse Lichtstimmung des Protoplasmas nötig ist, damit in den Zellen der Stärkescheide diastatische Fermente gebildet werden. Für eine Reizwirkung des Lichtes spricht auch die Tatsache, daß längere Belichtung die Entstärkung wieder verzögert und zwar um so mehr, je weiter die Belichtungsdauer von 3—4 Tagen überschritten wird. Eine unmittelbare Einwirkung des Lichtes auf die Diastasebildung in den Scheidenzellen scheint wenig wahrscheinlich, da die Diastase nicht zu den Enzymen gehört, die in nachweisbarem Grade die von ihnen abhängige Reaktion auch in der Richtung der Synthese, nicht nur im Sinne der Spaltung leiten können. Es wäre also höchstens an das Auftreten eines Anti-Enzyms zu denken, das bei längerer Lichteinwirkung den Stärkeabbau hemmen könnte.

In Anbetracht dieser Beobachtungen hat die Annahme, daß die Stärkescheide des Stengels nur zu Speicherzwecken dienen sollte, wenig Wahrscheinlichkeit für sich. Dann wäre die Intakterhaltung des Stärkevorrats im Dunkelkeimling bis zu dessen mehr oder weniger vollständiger Erschöpfung ganz unverständlich. Betrachten wir sie aber als statisches Organ, so ist die Beziehung zwischen Etiolement und Resistenz der Stärke biologisch durchaus einleuchtend und zweckmäßig. Die im Dunkeln keimende Pflanze gelangt „durch Etiolement in Verbindung mit ihrem Geotropismus“[1]) ans Tageslicht. Der Statolithenapparat des

1) Jost, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 3. Aufl., S. 413.

Stengels, bei Gramineen der der Koleoptilenspitze, wird also bis zum Äußersten intakt gehalten werden müssen, wenn der Keimling sich zum Licht und damit zur Lebensmöglichkeit durcharbeiten soll. Eine nachträgliche, anhaltende Verdunkelung der einmal ans Licht gedrungenen Keimpflanze wird aber im allgemeinen — abgesehen von Pflanzen, die vollständige Verschüttung ertragen — in der Natur kaum vorkommen, so daß keine Anpassung an solche Verhältnisse erwartet werden kann. In diesem Fall wird die Pflanze auch ihre Statolithenstärke angreifen, ehe ihre Wachstumsenergie erschöpft ist.

Ganz entsprechend verhalten sich die untersuchten Gramineen. Bei Dunkelkultur gewährleistet die Erhaltung des Statolithenapparates von *Sorghum* die Möglichkeit einer geotropischen Orientierung, solange das Wachstum des Internodiums und der Koleoptile eine solche überhaupt zulassen. Das gleiche wird erreicht bei *Hordeum* durch den in viel geringerem Umfang und später als bei Lichtkeimlingen einsetzenden Stärkeabbau in der Koleoptile. Beim Lichtkeimling dagegen erscheint die rasche Entleerung der Keimscheide, nachdem deren Funktionen erfüllt sind, als zweckentsprechende Materialersparnis. Wahrscheinlich wird das ungleiche Verhalten der Dunkelkeimlinge auf größeres Lichtbedürfnis von *Sorghum*, bezw. stärkere Neigung zum Etiolement zurückzuführen sein.

5. Diskussion der Ergebnisse.

Das Zusammenfallen der geotropischen Empfindlichkeit mit dem Vorhandensein von Statolithen ist immer wieder hervorgehoben worden von den Autoren, die für die Statolithentheorie eintraten. So deutet auch Tischler[1]) solche durchgängige Übereinstimmung an Atemwurzeln von Mangrovepflanzen und an Orchideenwurzeln ganz in diesem Sinne. Versuche, die sich auf das Ausbleiben einer Reaktion gründen, sind freilich eo ipso dem Vorwurf einer geringeren Beweisfähigkeit ausgesetzt. Aber das hier vorliegende Tatsachenmaterial darf doch wohl dahin gedeutet werden, daß die umlagerungsfähige Stärke der Keimstengel

1) Tischler, G., Untersuchungen an Mangrove- und Orchideenwurzeln mit spezieller Beziehung auf die Statolithentheorie des Geotropismus. Ann. du jardin bot. de Buitenzorg, 1e partie, suppl. III, 1910.

— bei Gramineen die der Koleoptilenspitze — bei der Perzeption des Schwerereizes eine wesentliche Rolle spielt. Ebenso spricht es für die spezifische Bedeutung dieser Stärkekörner, die in dem ungleichen Verhalten bei etiolierten und normalen Keimlingen besonders auffallend zutage tritt. Sie sind offenbar nicht mehr als Reservestoff im engeren Sinne zu betrachten, sondern übernehmen diese wohl primäre Funktion nur unter besonderen Umständen aufs neue. Sie bilden in dieser Beziehung ein Seitenstück zu den Stärkekörnern der Schließzellen, die sich gegen Verdunkelung ebenso resistent erweisen wie die Statolithen. Ihre Auflösung läßt sich ungefähr gleichzeitig beobachten. Wie Hagen[1]) nachgewiesen hat, handelt es sich auch bei diesen Stärkekörnern nicht um eine lokal ernährungsphysiologische Bedeutung, sondern um die Regulierung des Turgordrucks in den Schließzellen. In beiden Fällen liegt also eine ganz spezifische Funktion vor, der gegenüber die ursprüngliche Bedeutung als Reservestoff in den Hintergrund tritt. Dafür spricht auch die Beobachtung, daß die kleinen Stärkereste, die als Druckvermittler noch eine geotropische Reaktion auszulösen vermögen, sowohl auf die Zuwachsgröße, als auf die phototropische Reaktion ohne Einfluß bleiben.

Dagegen läßt sich im allgemeinen ein Zusammenhang zwischen der Menge der noch vorhandenen Statolithenstärke und der Größe der Reaktion feststellen, wie ihn bereits Darwin[2]) für Gramineenkoleoptilen, Block[3]) für *Lepidium*-Wurzeln fand, die teilweise entstärkt waren. Dieser Zusammenhang wird allerdings nur deutlich bei ganz geringen Stärkeresten. Sobald diese etwas größer sind, wird schon teilweise die maximale Krümmungsintensität erreicht, da es sich bei meinen Beobachtungen nur um das Endergebnis einer relativ langen Reizung handelt. Überdies muß die etwas ungleiche und leider nicht direkt kontrollierbare Reaktionsfähigkeit der verschiedenen Pflanzen das Resultat beeinflussen. Immerhin aber deuten diese Beobachtungen darauf hin, daß entgegen den Folgerungen, die M. M. Riss[4]) aus ihren Versuchen über die Wirkung der „Längskraft“ zieht, die Zahl

---

1) Hagen, F., Zur Physiologie des Spaltöffnungsapparates. Beitr. z. Allg. Bot., I, 1916.

2) Darwin, Fr., a. a. O.

3) Block, A., a. a. O.

4) Riss, M. M., Über den Einfluß allseitig und in der Längsrichtung wirkender Schwerkraft auf Wurzeln. Jahrb. f. wiss. Bot., LIII, 1914, S. 204 ff.

und Größe der Stärkekörner nicht ohne Bedeutung für den Perzeptionsvorgang ist. Außerdem können wir daraus schließen, daß das Protoplasma nicht nur für die Einwirkung „grober Massen“ [1]) wie größere, einseitig angesammelte Stärkemengen, empfindlich ist, sondern auch für kleine Drucke, wie sie die letzten wirksamen Stärkereste ausüben, sofern die Induktion nur lange genug andauert. Welcher Anteil an der Verlängerung der Präsentations- und Reaktionszeit dabei der Verringerung der drückenden Stärkemassen, welcher dagegen der verminderten Sensibilität des Protoplasmas zukommt, läßt sich freilich auf Grund meiner Versuche nicht entscheiden. Stets aber sind die letzten Stärkereste noch gut beweglich, müssen also noch ein größeres spezifisches Gewicht besitzen als das Protoplasma, und werden deshalb trotz ihrer Kleinheit noch eine gewisse Deformation der plasmatischen Hautschicht der Längswände bei geotropischer Reizung hervorrufen. Wichtiger als ihre Zahl und Größe erscheint daher ihre Verteilung. Wenn auch in der Längsrichtung des orthotropen Organs die Schwerkraft als Reiz wirkt, wie es von Riss [2]) nachgewiesen und von Bremekamp [3]) bestätigt wurde, so ließe sich diese Erscheinung vom Standpunkt der Statolithentheorie verständlich machen durch die Annahme, daß die den Querwänden anliegenden Plasmahäute ebenfalls für Druckreize empfindlich sind. Diese Möglichkeit zieht auch Bremekamp [4]) in Betracht in dem Sinne, daß nicht nur zwischen den inneren und äußeren Tangentialwänden, sondern auch zwischen den oberen und unteren Querwänden Unterschiede in der Druckempfindlichkeit der Plasmabeläge bestehen könnten. Außerdem muß bei der Umlagerung der Statolithen auch das Aufhören des Drucks eine Deformation der plasmatischen Hautschicht, oder besser gesagt den Ausgleich der vorhandenen Deformation zur Folge haben, und es ist anzunehmen, daß auch dieser von der Pflanze perzipiert wird. So bleibt die Verteilung der Statolithen keineswegs belanglos.

Wenn dagegen die Geoperzeption ohne Druckvermittler auf verschiedenartige Deformation der Maschen eines Plasmanetzes

1) Fitting, H., Reizerscheinungen der Pflanzen (Tropismen). Handwörterb. d. Naturw., 1913, Bd. VIII, S. 246.

2) Riss, M. M., a. a. O.

3) Bremekamp, C. E. B, a. a. O., S. 1290 f.

4) Bremekamp, C. E. B., a. a. O., S. 1291.

zurückgeführt werden soll[1]), so hätten wir dieses Netz wohl nach den neueren Anschauungen über die Schaumstruktur des Protoplasmas als einen Schaum aus zwei nicht oder wenig mischbaren Flüssigkeiten[2]) von ungleicher Zähigkeit zu verstehen. Die einzelnen Lamellen oder Netzwände müßten je nach der Lage des Organs verschiedenen Zug- und Druckwirkungen durch das Gewicht des Plasmakörpers ausgesetzt sein, durch die das Schaumgefüge zu ungleichartiger Lagerung seiner Schaumkammern veranlaßt würde, wie Rhumbler[3]) sie durch Zug und Druck experimentell herstellte. Es erscheint aber doch fraglich, ob der in den Zellen durch bloße Lageveränderung des Organs hervorgerufene Zug und Druck auf die Netzmaschen ausreichen würde, um diese Umlagerung zu veranlassen. Denn nach Rhumbler[4]) besitzt „ein Schaum infolge seiner Schaumspannung eine ungleich stabilere Struktur als eine einfache, einheitliche, homogene Flüssigkeit. . . Die Strukturspannung der Zelle, welche eine notwendige Folge des Minimalitätsstrebens der Spumoidwände ist, wird nur unter nicht unbeträchtlichem Kräfte- und Arbeitsaufwand eine Verschiebung der einzelnen Spumoidkammern zulassen, somit also jede gewaltsame Verlagerung der „„Innenstruktur der Zelle““ zu hindern streben.“ Überdies müßte bei längerem Verharren in der neuen Lage infolge der Plastizität des Spumoids die von Rhumbler beobachtete Umformung der Kämmerchen entsprechend dem Minimalflächenprinzip eintreten, und die veränderte Lage könnte nur so lange als Reiz wirken, bis diese Umlagerung vollzogen wäre. Der gleiche Widerstand wird sich auch jeder bloßen Spannungsänderung in den Netzmaschen entgegenstellen, die nach Linsbauers Voraussetzung ebenfalls noch zur Reizreaktion führen könnte. Denn es wird doch gerade „durch die festgespannte Lage der einzelnen Spumoidkammern die Innenstruktur der Zelle aufrecht erhalten“. Diese schließt auch „eine gewisse Durchdringbarkeit des Spumoidbaues von seiten kleiner Körperchen“[5]) nicht aus, so daß die Vorstellung

1) Linsbauer, K., Über Wachstum und Geotropismus der Aroideen-Luftwurzeln. Flora, 97, 1907. S. 296.

2) Brüel, L., Zelle und Zellteilung (Zoologisch). Handwörterb. d. Naturw., Bd. X, 1915, S. 817.

3) Rhumbler, L., Das Protoplasma als physikalisches System. Ergebn. d. Physiol., XIV, 1914.

4) Rhumbler, L., a. a. O., S. 526.

5) Rhumbler, L., a. a. O., S. 526.

des Sinkens auch kleinster Stärkereste keine Schwierigkeiten bereiten würde. Wenn wir außerdem berücksichtigen, wie gering die ohne Druckvermittler, nur durch das Eigengewicht des Protoplasmas in der Zelle zum Ausdruck kommenden Zug- und Druckkräfte sein müssen im Vergleich zu den daneben wirksamen osmotischen Kräften, so werden wir ihnen schwerlich die Fähigkeit zur Überwindung der Schaumspannung zuschreiben. Da allgemein als entscheidend für die Geoperzeption eine Massenwirkung durch Druck anerkannt wird, so scheint noch immer die Deformation einer sensiblen Plasmahaut durch spezifisch schwerere Körper, wie sie die Statolithentheorie annimmt, die einfachste Lösung der Frage zu bieten.

Zusammenfassung.

1. Hypokotyle von *Tagetes erecta*, *Dimorphotheca aurantiaca* und einigen anderen Kompositen, die nur bewegliche Stärke besitzen, lassen sich durch mehrtägige Verdunkelung vollständig entstärken, sofern sie von der Keimung ab entweder 1—4 Tage kontinuierlich oder intermittierend täglich etwa 2 Stunden lang diffusem Tageslicht ausgesetzt wurden.

2. Die so entstärkten Pflanzen zeigen in ihrer Mehrzahl noch Wachstum und Empfindlichkeit gegen phototropische Reizung, vermögen aber nicht mehr auf den Schwerereiz zu reagieren. Vereinzelt auftretende geotropische Krümmungen beruhen auf der Gegenwart von Stärkeresten. Neubildung der Statolithenstärke nach Wiederbelichtung oder bei Kultur in Traubenzuckerlösung hat sofortige Reaktivierung der geotropischen Reaktionsfähigkeit zur Folge.

3. In der Koleoptilenspitze von *Sorghum vulgare* und *Hordeum vulgare* findet vom Durchbrechen der Laubblätter ab, parallel zum Rückgang der geotropischen Reaktionsfähigkeit, ein basipetal fortschreitender Abbau der umlagerungsfähigen Stärke statt. Ausgewachsene Koleoptilen besitzen nur noch im mittleren und basalen Teil bereits im Abbau begriffene Stärke. Bei Dunkelkeimlingen bleibt im Gegensatz dazu, entsprechend der länger andauernden geotropischen Reaktionsfähigkeit, der Statolithenapparat entweder vollständig erhalten (*Sorghum*), oder er wird erst später und weniger weitgehend abgebaut (*Hordeum*).

4. Die Resistenz der Statolithenstärke steht in Beziehung zum Etiolement und wächst mit dem Grade desselben. Ihre leichtere Angreifbarkeit nach Belichtung der Pflanzen ist wahrscheinlich auf eine Reizwirkung des Lichtes zurückzuführen.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im pflanzenphysiologischen Institut der Universität Berlin ausgeführt auf Anregung meines hochverehrten Lehrers, Herrn Geh. Reg.-Rat Professor Dr. Haberlandt, dem ich für sein reges Interesse und seine gütige Förderung derselben zu großem Dank verpflichtet bin.

Literaturverzeichnis.

Amejden, U. P. van, Geotropie en phototropie bij afwezigheid van vrije zuurstof. Inaug.-Diss., Utrecht, 1917.

Bach, H., Über die Abhängigkeit der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit von verschiedenen Außenbedingungen. Jahrb. f. wiss. Bot., XLIV, 1907.

Batalin, A., Über die Wirkung des Lichtes auf die Entwickelung der Blätter. Bot. Ztg., XXIX, 1871.

Block A., Über Stärkegehalt und Geotropismus der Wurzeln von *Lepidium sativum* usw. Beih. z. Bot. Centralbl., XXVIII, I, 1912.

Bremekamp, C. E. B., On the mutual influence of phototropic und geotropic reactions in plants. Proc. k. Akad. v. Wetensch., Amsterdam, XVII, 1915.

Brüel, L., Zelle und Zellteilung (Zoologisch). Handwörterb. d. Naturw., Bd. X. Jena 1915.

Buder, J., Untersuchungen zur Statolithenhypothese. Ber. d. D. Bot. Ges., XXVI, 1908.

Busch, H., Untersuchungen über die Frage, ob das Licht zu den unmittelbaren Lebensbedingungen der Pflanzen usw. Inaug.-Diss. Erlangen, 1889.

Correns, C., Über die Abhängigkeit der Reizerscheinungen höherer Pflanzen von der Gegenwart freien Sauerstoffes. Flora, 75, 1892.

Darwin, F., The Statolith-theory of Geotropism. Proc. Royal Soc. London, 71, 1903.

Dewers, F., Untersuchungen über die Verteilung der geotropischen Sensibilität an Wurzeln und Keimsprossen. Beih. z. Bot. Centralbl, XXXI, I, 1914.

Fitting, H., Lichtperzeption und phototropische Empfindlichkeit, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom Etiolement. Jahrb. f. wiss. Bot., XLV, 1908.

— —, Reizerscheinungen der Pflanzen. (Tropismen). Handwörterb. d. Naturw., Bd. VIII. Jena 1913.

Guttenberg, H. Ritter von, Über die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit in der Koleoptile der Gramineen. Jahrb. f. wiss. Bot., L, 1912.

Haberlandt, G., Über die Perzeption des geotropischen Reizes. Ber. d. D. Bot. Ges., XVIII, 1900.

Haberlandt, G., Über die Statolithenfunktion der Stärkekörner. Ber. d. D. Bot. Ges., XX, 1902.

— —, Zur Statolithentheorie des Geotropismus. Jahrb. f wiss. Bot., XXXVIII, 1903.

— —, Bemerkungen zur Statolithentheorie. Jahrb. f. wiss. Bot., XLII, 1906.

— —, Über den Geotropismus von *Caulerpa prolifera*. Sitzungsber. d. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., 115, I, 1906.

— —, Physiologische Pflanzenanatomie, 4. Aufl. Leipzig 1909.

Hagen F., Zur Physiologie des Spaltöffnungsapparates. Beitr. z. Allg. Bot., I, 1916.

Jost L., Über die Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilationstätigkeit. Jahrb. f. wiss. Bot., XXVII, 1895.

— —, Die Perzeption des Schwerereizes in der Pflanze. Biol. Centralbl., XXII, 1902.

— —, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 3. Aufl. Jena 1913.

Linsbauer, K., Über Wachstum und Geotropismus der Aroideen-Luftwurzeln. Flora, 97, 1907.

Luxburg, Graf H., Untersuchungen über den Wachstumsverlauf bei der geotropistischen Bewegung. Jahrb. f. wiss. Bot., XLI, 1905.

Němec, B., Über die Art der Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Ber. d. D. Bot. Ges., XVIII, 1900.

— —, Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., XXXVI, 1901.

— —, Die Perzeption des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Ber. d. D. Bot. Ges., XX, 1902.

Němec, B., Der Geotropismus entstärkter Wurzeln. Ber. d. D. Bot. Ges., XXVIII, 1910.

Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. Leipzig 1904.

Pringsheim, E. G., Die Reizbewegungen der Pflanzen. Berlin 1912.

Rhumbler, L., Das Protoplasma als physikalisches System. Erg. d. Physiol., XIV, 1914.

Biss, M. M., Über den Einfluß allseitig und in der Längsrichtnng wirkender Schwerkraft auf Wurzeln. Jahrb. f. wiss. Bot., LIII, 1913.

Rothert, W., Über Heliotropismus. Beitr. z. Biol. d. Pfl., VII, 1896.

Rutten-Pekelharing, I. C., Untersuchungen über die Perzeption des Schwerkraftreizes. Rec. trav. bot. néerl., VII, 1910.

Tischler, G., Untersuchungen an Mangrove- und Orchideenwurzeln mit spezieller Beziehung auf die Statolithen-Theorie des Geotropismus. Ann. jard. bot. Buitenzorg, suppl. III, 1e partie, 1910.

Tröndle, A., Der zeitliche Verlauf der geotropischen Reaktion und die Verteilung der geotropischen Sensibilität in der Koleoptile. Jahrb. f. wiss. Bot., LII, 1913.

Vöchting, H., Über die Abhängigkeit des Laubblattes von seiner Assimilationstätigkeit. Bot. Ztg., 49, 1891.

Vogt, E., Über den Einfluß des Lichts auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. Zeitschr. f. Bot., VII, 1915.

Lebenslauf

Ich, Clara Zollikofer, wurde geboren am 12. März 1881 in St. Gallen in der Schweiz als Tochter des Buchdruckereibesitzers Emil Zollikofer, und bin evangelischer Konfession. Ich absolvierte die Schulen meiner Vaterstadt. Nach zweijähriger Ausbildung an der Gartenbauschule für Frauen in Godesberg a. Rhein entschloß ich mich zum Universitätsstudium. Nachdem ich mich durch Privatunterricht vorbereitet hatte, besuchte ich die zwei obersten Klassen des kantonalen Gymnasiums St. Gallen (Realabteilung), wo ich im März 1912 das Reifezeugnis erwarb. Darauf wandte ich mich dem Studium der Naturwissenschaften und der Philosophie zu an den Universitäten Straßburg, Freiburg i. Br., Würzburg und Berlin. Ich nahm an den Vorlesungen und Übungen folgender Herren Dozenten teil:

in Straßburg: Braun, Bresslau, Döderlein, Epstein, Goette, Hannig, Jost, Kniep, Störring, Thiele;

in Freiburg: Doflein, Gattermann, Guenther, Himstedt, Meigen, Oltmanns;

in Würzburg: Boveri, Emmert, Kniep;

in Berlin: Baur, Brauer, Deegener, Diels, Engler, Erdmann, Haberlandt, Koppel, Magnus, Morgenroth.

Allen meinen Lehrern bin ich zu großem Dank verpflichtet. Die Promotionsprüfung bestand ich am 2. Mai 1918.